FIRM/S89

Synopsis FAO sur les pêches, N° 89
(Distribution restreinte)

FIRM/S89
SAST – Laminaria digitata – 7,77(02)002,08

LIBRARY
NOV 2 1973
FISH & WILDLIFE SERVICE

EXPOSÉ SYNOPTIQUE DES DONNÉES BIOLOGIQUES SUR LA LAMINAIRE DIGITÉE *Laminaria digitata*

FAO
fish.
synop.
no. 89

ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE
ROME, 1973

DOCUMENTS OF THE FISHERY RESOURCES DIVISION OF FAO DEPARTMENT OF FISHERIES

Documents which are not official FAO publications are issued in several series. They are given a restricted distribution and this fact should be indicated if they are cited. Most of them are prepared as working papers for meetings, or are summaries of information for use of Member Governments, organizations, and specialists concerned. These series are the following:

FAO Fisheries Report **FIR /R (No.)**
FAO Rapports sur les pêches
FAO Informes de pesca

Special groups of synopsis are identified by symbols followed by classification numbers based on indexed code of "ASFA":

SAST	Data concerning certain species and fish stocks
MAST	Information on methods and subjects
OT	Oceanographic data
IT	Limnological data
	and
CART	Information concerning fisheries and resources of certain countries and regions (FID/S)

DOCUMENTS DE LA DIVISION DES RESSOURCES HALIEUTIQUES DU DÉPARTEMENT DES PÊCHES DE LA FAO

Des documents qui ne figurent pas parmi les publications officielles de la FAO sont publiés dans diverses séries. Ils font seulement l'objet d'une distribution restreinte, aussi convient-il de le préciser lorsque ces documents sont cités. Il s'agit le plus souvent de documents de travail préparés pour des réunions, ou de résumés d'information à l'intention des gouvernements des pays membres, ainsi que des organisations et spécialistes intéressés. Ces séries sont les suivantes:

FAO Fisheries Circular **FIR /C (No.)**

Des catégories spéciales de synopsis sont identifiées à l'aide de symboles suivis des chiffres de classification basés sur le code d'indexation de la «ASFA»:

SAST	Données sur certaines espèces et populations de poissons
MAST	Renseignements sur des méthodes et des sujets
OT	Données océanographiques
IT	Données limnologiques
	et
CART	Renseignements sur les pêcheries et les ressources de certains pays et régions (FID/S)

DOCUMENTOS DE LA DIRECCION DE RECURSOS PESQUEROS DEL DEPARTAMENTO DE PESCA DE LA FAO

Esta Dirección publica varias series de documentos que no pueden considerarse como publicaciones oficiales de la FAO. Todos ellos tienen distribución limitada, circunstancia que debe indicarse en el caso de ser citados. La mayoría de los títulos que figuran en dichas series son documentos de trabajo preparados para reuniones o resúmenes de información destinados a los estados miembros, organizaciones y especialistas interesados. Estas series son las siguientes:

FAO Fisheries Synopsis **FIR /S (No.)**
Synopsis FAO sur les pêches
Sinopsis FAO sobre la pesca

Grupos especiales de sinopsis se distinguen con las siglas siguientes, seguidas por números de clasificación que se basan en las claves de los índices de la «ASFA»:

SAST	Datos relativos a ciertas especies y poblaciones
MAST	Sinopsis sobre métodos y materias
OT	Sinopsis sobre oceanografía
IT	Sinopsis sobre limnología
	y
CART	Información sobre los recursos acuáticos vivos de algunos países y regiones (FID/S)

FAO Fisheries Technical Paper **FIR /T (No.)**
Documents techniques FAO sur les pêches
Documentos técnicos de la FAO sobre la pesca

Special groups of Technical Papers are identified by:

RE	Indexed lists of experts and institutions drawn from Registers maintained by the Fishery Resources Division
CB	Lists of periodicals, special sections of "Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)," special bibliographies and papers concerning documentation problems
MFS	Provisional editions of "FAO Manuals in Fisheries Science"
WAFR	Provisional reviews of fisheries resources and their level of exploitation, by regions or by species groups, within the World Appraisal of Fishery Resources system

Some documents also have another identification, if, for example, they have been contributed to a meeting for which papers have been numbered according to another system.

Des catégories spéciales de documents techniques sont identifiées à l'aide des symboles suivants:

RE	Listes indexées d'experts et institutions tirées des registres tenus à jour par la Division des ressources halieutiques
CB	Listes de périodiques, des sections spéciales de la «Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)», des bibliographies particulières et des articles sur les problèmes de documentation
MFS	Editions provisoires des «Manuels FAO de science halieutique»
WAFR	Synthèses provisoires des ressources halieutiques et leur niveau d'exploitation, préparées, par régions ou groupes d'espèces, dans le cadre du Programme mondial pour l'évaluation des ressources halieutiques

Certains documents portent parfois d'autres numéros d'identification, par exemple s'ils ont été préparés pour une réunion dont les documents ont été marqués à l'aide d'un autre système.

Grupos especiales de documentos técnicos se identifican por las siglas siguientes:

RE	Listas índices de expertos y de instituciones tomadas de los registros que se llevan en la Dirección de Recursos Pesqueros
CB	Listas de periódicos, secciones especiales de la «Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)», bibliografías especiales y trabajos relativos a los problemas de documentación
MFS	Ediciones provisionales de los «Manuales de la FAO de Ciencias Pesqueras»
WAFR	Reseñas provisionales de los recursos pesqueros y de su estado actual de explotación, por regiones o por grupos de especies, en el marco del sistema mundial para la evaluación de los recursos pesqueros

Algunos documentos tienen también otra identificación si, por ejemplo, son contribuciones a una reunión cuyos documentos han sido marcados con arreglo a otros sistemas.

EXPOSE SYNOPTIQUE DES DONNEES BIOLOGIQUES

SUR LA LAMINAIRE DIGITEE *Laminaria digitata*

Préparé par

P. Gayral et J. Cosson
Laboratoire de Biologie Cellulaire
et de Botanique (Algologie)
Université de Caen, France

ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE
Rome, mai 1973

FAO
fish.
synop.
no-89

Library
NOAA, National Marine Fisheries Service
SWFC Honolulu Laboratory F/SWC2
2570 Dole Street
Honolulu, HI 96822-2396

PREPARATION DE CETTE ETUDE SYNOPTIQUE

Laminaria digitata, espèce répandue dans l'étage infra-littoral du domaine nord-atlantique, est d'une importance économique qui n'a cessé de croître depuis le dix-huitième siècle. Utilisée dès cette époque pour la production de l'iode et de la potasse, elle est actuellement en Europe, l'objet d'une exploitation intensive pour la production industrielle d'algine.

L'objectif majeur de cette étude est de réunir les données existantes sur l'histoire naturelle de Laminaria digitata et d'attirer l'attention sur les principales lacunes relative à la connaissance de cette espèce.

Le présent synopsis a pu être rédigé grâce à l'importante bibliographie déjà réunie dans le Laboratoire de Biologie cellulaire et de Botanique (Algologie), Université de Caen, par J. Cosson et R. Pérez à l'occasion de recherches récentes effectuées sur Laminaria digitata.

Les auteurs expriment leurs vifs remerciements au Dr G. Michanek (FAO*), qui a bien voulu leur faire part de ses suggestions pour la dernière mise au point de ce document, ainsi qu'au Dr J.M. Kain et au Dr P.T. Ross de leur avoir fourni un certain nombre de documents bibliographiques.

---

* Adresse actuelle: Marinbotaniska Institutionen, Göteborgs Universitet, Göteborg SV, Suède

Distribution:

Département des pêches de la FAO
Fonctionnaires régionaux des pêches de la FAO
Conseils et Commissions régionaux des pêches
Sélecteur SM
Auteurs

Référence bibliographique:

Gayral, P. & J. Cosson (1973)
Synop.FAO Pêches, (89):pag.var.
Exposé synoptique des données biologiques sur la laminaire digitée Laminaria digitata (Synopsis of biological data on the laminariacean Laminaria digitata)

FAO, biological synopsis. Laminaria digitata - ANE, ANW. Taxonomy, morphology. Geographical and ecological distribution. Metabolism, nutrition, growth. Life cycle, reproduction. Population - structure, density, mortality, standing crop. Harvesting - techniques, seasons. Protection and management. Chemical composition, technology. Selected bibliograpy.

TABLE DES MATIERES

		Page
1	IDENTITE	1:1
1.1	Nomenclature	1
1.11	Nom scientifique valable	1
1.12	Synonymes de nomenclature	1
1.13	Noms communs et vernaculaires	1
1.2	Taxonomie	1
1.21	Affinités	1
-	Clef de détermination au sein des Laminaria	1
1.22	Sous-espèces	2
1.23	Caractères génétiques	2
1.3	Morphologie et anatomie	2
1.31	Morphologie externe	2
-	Variation de la morphologie externe	2
i	Variation avec l'exposition	2
ii	Variation avec la profondeur	2
iii	Variation au cours de la vie du thalle	2
-	Dimension maximale	2
1.32	Structure histologique	2
i	Le stipe	2
ii	La lame	5
1.33	Cytologie	5
2	DISTRIBUTION, ECOLOGIE ET METABOLISME	2:1
2.1	Distribution géographique	1
2.2	Distribution verticale et horizontale	1
2.3	Facteurs écologiques	1
2.4	Nutrition et croissance	3
2.41	Assimilation*	
2.42	Respiration*	
2.43	Métabolisme	3
2.44	Croissance	3
i	Modalités et rythmes de croissance, zone de croissance	3
A	Stipe	3
B	Lame: a Croissance en longueur	4
	b Croissance en largeur	6
ii	Facteurs ayant un rôle sur la croissance	6
A	Facteurs internes	6
B	Facteurs externes	6
	a Température	6
	b Salinité	6
	c Lumière	6
	d Profondeur	6
iii	La régénération - Son intérêt pratique	8

		Page
3	HISTOIRE DE LA VIE DE L'ALGUE	3:1
	3.1 Cycle de vie	1
	3.11 Alternance de générations	1
	3.12 Phases nucléaires	1
	3.2 Reproduction	1
	3.21 Sexualité	1
	3.22 Maturité	1
	- Période de fertilité	1
	- Fertilité et âge des thalles	1
	3.23 Développement des spores et du zygote	2
	i Développement des spores	2
	ii Développement du zygote	2
	iii Besoins écologiques	5
	- Température	5
	- Lumière	5
4	POPULATION	4:1
	4.1 Physionomie des populations	1
	4.11 Composition par rapport aux âges*	
	4.12 Composition en poids et en taille	1
	- Composition de la population par rapport aux dimensions de la lame	1
	- Composition de la population par rapport aux dimensions du stipe	1
	- Composition de la population en fonction du poids des thalles	1
	4.13 Composition par rapport aux sexes*	
	4.2 Densité des populations	3
	4.3 Longévité des thalles	3
	4.4 Quantités totales	4
	4.5 Espèces compagnes - Epiphytes - Endophytes	4
5	LA RECOLTE	5:1
	5.1 Méthodes de récolte	1
	Séchage et stockage des algues	1
	- Séchage thermique	1
	- Conservation par les bactéricides	1
	- Conservation en milieu anaérobie	1
	5.2 Période de récolte	1
	5.3 Zone de récolte et profondeurs	1
	5.4 Repeuplement	1
	5.5 Rendement total annuel*	

		Page
6	PROTECTION ET AMENAGEMENT	6:1
6.1	Règlements officiels	1
6.2	Influence des caractères physico-chimiques du milieu*	
6.21	Pollution marine*	
6.3	Contrôle des caractéristiques biologiques	1
6.31	Contrôle des prédations et compétition*	
6.32	Manipulation des populations*	
7	COMPOSITION CHIMIQUE	7:1
7.1	Teneur en eau	1
7.2	Substances minérales	1
	- Teneur globale en substances minérales	1
	- Teneur en azote et en carbone	1
	- Teneur en chlorure	2
	- Teneur en cations monovalents et divalents	2
	- Teneur en halogènes	2
	- Teneur en oligo-éléments	2
7.3	Substances organiques	4
7.31	Teneur en différents glucides	4
	- Cellulose	4
	- Fucoïdine	4
	- Mannitol	4
	- Laminarine	4
	- Acide alginique	7
	i Variations avec le niveau des tissus et leur état stérile ou fertile	7
	ii Variations avec l'âge des thalles	9
	iii Variations avec le biotope	9
7.32	Teneur en protéines et acides aminés	9
7.33	Teneur en lipides	9
7.34	Pigments	9
7.35	Autres substances	9
	- Teneur en vitamines et substances de croissance	9
8	UTILISATION	8:1
8.1	Utilisation dans l'alimentation humaine*	
8.2	Utilisation dans l'alimentation des animaux*	
8.3	Engrais	1
8.4	Utilisations industrielles	1
	i de l'acide alginique	1
	ii du mannitol	1
	iii de la laminarine	1
9	REFERENCES	9:1

* Aucune information disponible

1 IDENTITE

1.1 Nomenclature

1.11 Nom scientifique valable

Laminaria digitata (L.) Lamouroux

1.12 Synonymes de nomenclature

Le premier nom valable est Fucus digitatus Linné (1767), dans Mantissa plantarum.

Il existe un grand nombre de synonymes dont nous avons relevé les principaux dans De Toni (1893):

Ulva digitata De Candolle
Laminaria pseudodigitata Lamouroux
Laminaria leptopoda de la Pylaie
Laminaria albescens de la Pylaie
Laminaria stenoloba de la Pylaie
Laminaria platyloba de la Pylaie
Laminaria platymeris de la Pylaie
Laminaria conica Bory
Laminaria delisei Bory
Laminaria flabellum Bory
Laminaria latifolia Areschoug
Hafgygia digitata var. cordata et var. stenophylla Kützing
Laminaria macrophylla Kützing
Laminaria ensifolia Kützing
Laminaria flexicaulis Le Jolis
Laminaria cucullata Foslie

1.13 Noms communs et vernaculaires

Les noms communs pour cette espèce sont:

pour la France: anguiller (Normandie), tali (Bretagne)
pour la Norvège: fingertare, silketare
pour la Suède: fingertång
pour l'Allemagne: Fingertang
pour les E.U.: kelp (horsetail kelp)
pour l'Angleterre: horsetail kelp, sea girdle, sea wand, red ware.

1.2 Taxonomie

1.21 Affinités

Classe: Phaeophyceae

Ordre: Laminariales: Phéophycées de taille relativement importante, à tissus différenciés, à sporocystes uniloculaires, à cycle digénétique hétéromorphe; les gamétophytes sont microscopiques et unisexués.

Famille: Laminariaceae: thalles dépourvus de poils; présence de canaux à mucilage dans les tissus.

Genre: le genre Laminaria a été établi par Lamouroux en 1813, avec L. digitata comme espèce-type. Caractéristiques: thalles formés d'un appareil fixateur (haptères), d'un stipe persistant, d'une lame découpée ou non, sans nervure. La croissance de la lame est assurée par une zone méristématique située à la limite de la lame et du stipe.

Le genre est habituellement divisé en 2 sections (Burrows 1964):

- simplices: à lame indivise
- digitatae: à lame divisée en lanières.

Burrows (en préparation) a établi la classification de la section Simplices, Kain (1971) celle de la section Digitatae.

Diagnose: Laminaria digitata (L.) Lamouroux est caractérisée, parmi les Laminaires, par un stipe cylindrique, légèrement aplati, lisse, flexible, que prolonge une lame divisée en lanières. Des canaux à mucilage, présents dans la lame, sont absents dans le stipe.

Des échantillons de L. digitata, originaires du Calvados (Ver-sur-Mer) sont déposés dans l'herbier du laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

Une clef de détermination des espèces a été donnée par Kain (1971); nous en avons extrait la partie suivante, conduisant à l'espèce Laminaria digitata:

1. Fronde normalement digitée...Section Digitatae.....2
   Fronde entière...Section Simplices

2. Fixation par un disque...L. ephemera, L. yezoensis, L. palmaeformis
   Fixation par des haptères.....3

3. Stipe aplati mais plus épais près de la base, s'amincissant juste au-dessus des haptères. Présence de canaux mucifères dans le stipe... L. hyperborea, L. dentigera, L. ochroleuca

   Stipe cylindrique à la base, aplati dans sa partie distale. Présence ou non de canaux mucifères dans le stipe.....4

4. Stipe de couleur claire, aplati
   Espèce S.Atlantique...L. pallida

   Stipe de couleur sombre, pouvant être aplati dans la région distale, lisse ou rugueux.....5

5. Stipe lisse et flexible. Présence de canaux mucifères dans la lame, mais pas dans le stipe...L. digitata

Canaux mucifères présents dans le stipe...
L. nigripes, L. setchellii

1.22 Sous-espèces

Il a été distingué chez cette espèce un grand nombre de variétés en raison de la grande variabilité morphologique de la lame. Ainsi, pour Areschoug (1883) il existe 3 variétés et 5 sous-variétés du L. flexicaulis. Foslie (1885) dénombre 2 espèces en Norvège: L. intermedia avec 3 formes, et L. digitata avec 7 formes. Pour Børgesen (1905) il existe aux Faroës, 2 variétés de L. flexicaulis: les variétés genuina à lame large et stenophylla à lame étroite.

Nous avons trouvé dans l'herbier de Lamouroux qui se trouve à l'Université de Caen (France), les variétés suivantes récoltées sur les côtes du Cotentin:

L. digitata var. cordans, Bory
" var. flabellans, Bory
" var. cuneans, Bory
" var. monstruosa, Bory

1.23 Caractères génétiques

Les résultats donnés par différents auteurs pour le nombre chromosomique sont les suivants:

Magne (1953): n = 13
Walker (1954): n = 8
Naylor (1956): n = de 27 à 31
Evans (1965-66): n = 31: pour l'ensemble des Laminariales, Cole (1967) indique des nombres chromosomiques compris entre 8 et 13.

On peut être surpris par la divergence des résultats publiés dans ce domaine; il semble qu'aucune explication n'ait été donnée à ce sujet, si ce n'est par Walker qui évoque la possibilité d'une polyploïdie.

Evans (1965) signale dans les gamétophytes femelles un chromosome dont l'homologue dans les gamétophytes mâles est moins large, ce qui lui permet de considérer qu'il existe un couple d'hétérochromosomes de type XY. Ce résultat est conforme au sex-ratio égal à 1:1 donné par Schreiber, en 1930, pour Laminaria saccharina et que Evans extrapole à l'ensemble de l'ordre.

1.3 Morphologie et anatomie

1.31 Morphologie externe

Les thalles bruns plus ou moins foncés suivant leur âge atteignent une longueur maximale de 2,50 mètres. Ils sont composés de deux parties essentielles: le stipe et la lame (Fig. 1).

Le stipe est cylindrique ou légèrement aplati, lisse et flexueux. La lame entière, ovale ou lancéolée chez les jeunes, est divisée plus ou moins profondément en un nombre plus ou moins grand de lanières chez les algues adultes; sa base est alors arrondie ou cordiforme. Comme le stipe, la lame est lisse, généralement dépourvue d'épiphytes. Toutefois, les thalles âgés peuvent en présenter un grand nombre dans leur partie distale.

La fixation du stipe au substrat est assurée par un ensemble d'haptères, diverticules allongés, disposés à la base du stipe en une masse conique, dont les plus jeunes sont les plus élevés. Au cours de leur croissance, les haptères se ramifient et, au contact du substrat, se recourbent en griffes ou s'étalent en petits disques.

- Variation de la morphologie externe

(i) Variation avec l'exposition

D'après Sundene (1964) qui a transplanté des thalles d'un faciès calme dans un faciès battu, ce dernier détermine un changement de forme de la base de la lame: de cordiforme, la lame devient cunéiforme.

(ii) Variation avec la profondeur

D'après les observations de Pérez (1969) on observe une dimension plus grande des stipes de thalles vivant en profondeur par rapport à des thalles voisins de niveau plus élevé. Ainsi la longueur moyenne du stipe dans une population située à 4-5 mètres de profondeur est de 30 cm, alors qu'elle n'est que de 12 cm pour des thalles de haut niveau. Les dimensions des lames étant sensiblement les mêmes, la longueur totale des thalles de profondeur est, en moyenne, supérieure à celle des thalles de niveau élevé.

(iii) Variation au cours de la vie du thalle

On assiste à une variation individuelle de l'aspect de la lame qui, en période de plus grande activité méristématique, tend à être cordiforme, tandis qu'elle tend à devenir cunéiforme en période de faible activité méristématique (Cosson, 1967; Pérez, 1969)(Fig. 3A).

- Dimension maximale

Elle paraît être de l'ordre de 2,50 mètres.

1.32 Structure histologique

(i) Le stipe

En coupe transversale, le stipe présente trois parties qui sont de l'extérieur vers l'intérieur:

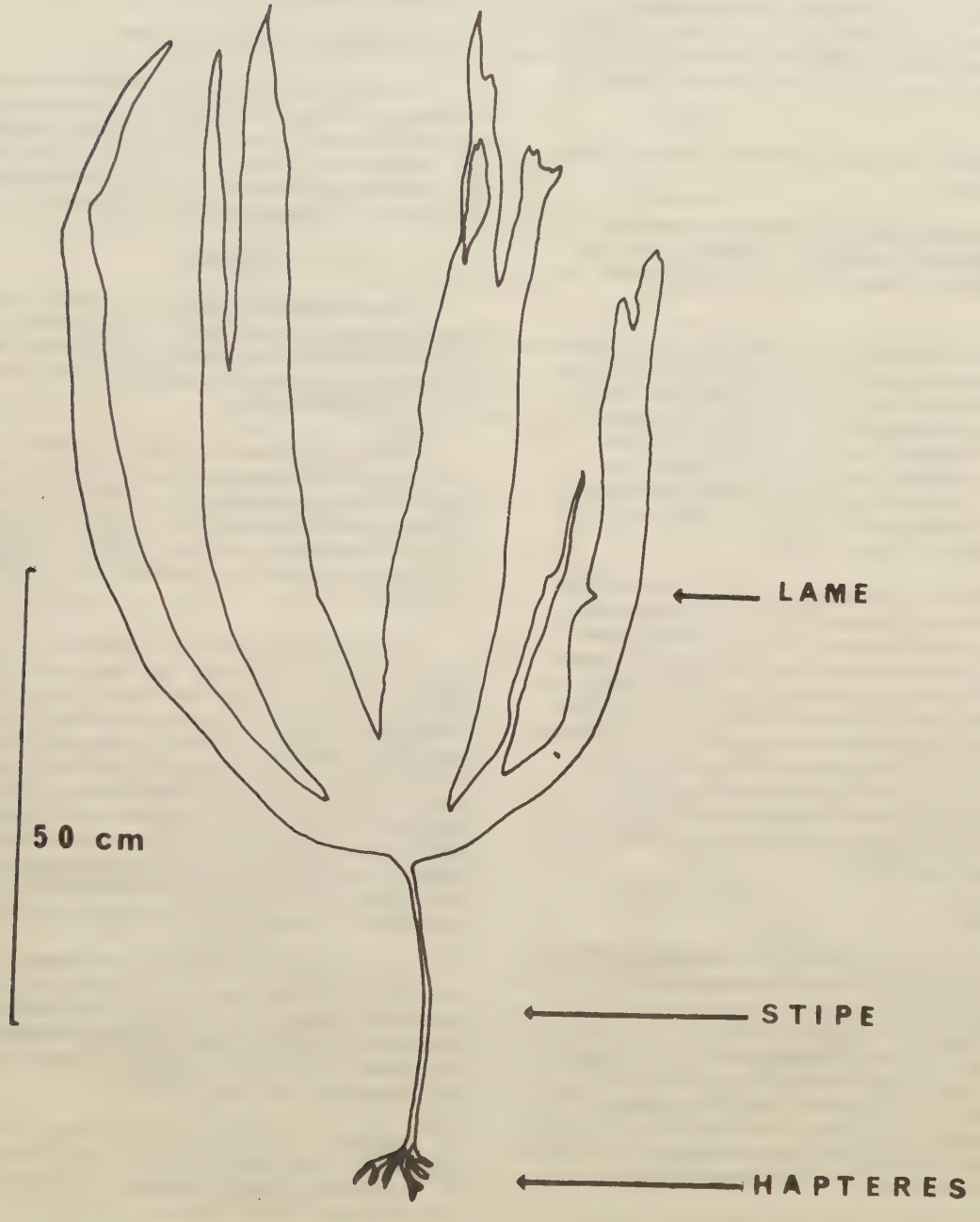


Fig. 1 Morphologie externe d'un thalle de Laminaria digitata

- un cortex externe formé de cellules colorées, renfermant des plastes bruns, discoïdes; ceux-ci sont de moins en moins abondants au fur et à mesure que l'on observe des couches plus profondes. On distingue sous le nom de méristoderme la couche superficielle à divisions anticlinales dont la partie externe épaisse forme une cuticule.

- un cortex interne formé de grandes cellules incolores.

- une moelle formée d'éléments arrondis à parois épaisses entremêlés d'éléments plus ou moins allongés et disposés dans différentes directions.

En coupe longitudinale (Fig. 2), le cortex interne se montre formé de cellules plus allongées que celles du cortex externe; elles sont fréquemment anastomosées latéralement entre elles. Les couches les plus internes, plus lâchement unies que les couches externes envoient vers le centre, en tous sens, des diverticules qui contribuent à la formation de la zone médullaire (Ribier, 1970).

La moelle est formée par les éléments précédents auxquels s'ajoutent des cellules très allongées, à paroi mince, élargies vers leurs extrémités. Ces cellules sont des hyphes; leurs parois transversales présentent des perforations. Elles assurent un rôle conducteur à la manière des éléments conducteurs des plantes supérieures, desquels on peut les rapprocher. Les hyphes assurent aussi un rôle de soutien, grâce aux épaississements annelés que présentent leurs parois longitudinales auxquelles ils confèrent une certaine rigidité.

(ii) La lame

L'anatomie de la lame est fondamentalement la même que celle du stipe. En coupe transversale, on reconnaît au centre la région médullaire qui forme une couche étroite. De part et d'autre, on retrouve successivement un cortex interne et un cortex externe limité par le méristoderme. On remarque dans la région corticale externe de petites cavités (Fig. 3B) qui sont des poches remplies de mucilage, en relation avec l'extérieur par de fins canalicules.

Au niveau de certaines poches, la coupe passe par des groupes de petites cellules isodiamétriques à cytoplasme granuleux très colorable par le vert de méthyle: ce sont les cellules secrétrices du mucilage, bien mises en évidence dès 1892 par Guignard dans son étude sur l'appareil mucifère des Laminaires. Le contenu de ces canaux à mucilage serait une substance polysaccharidique sulfatée comme l'a montré Ribier (1969) et dont les propriétés générales ont été précisées par Myklestad (1969).

En coupe longitudinale, par suite de l'écartement des couches corticales, la région externe montre un réseau de canaux à mucilage dans lesquels sont disséminées les cellules secrétrices.

- Variations de la structure

La variation la plus importante concerne la base de la lame. Les cellules corticales y sont isodiamétriques, à parois minces et présentent des divisions fréquentes. Cette région constitue une zone méristématique dont le fonctionnement sera étudié à propos de la croissance (cf. 2.44).

1.33 Cytologie

Appareil plastidial: les plastes pariétaux discoïdes sont dépourvus de pyrénoïdes. En microscopie électronique, comme chez toutes les Phéophycées, le plaste est formé par un empilement de thylakoïdes.

Corps physoïdes: le bleu de crésyl colore certaines inclusions en rouge, ce sont des corps physoïdes métachromatiques. D'autres inclusions sont colorées en bleu-violet: ce sont les physodes orthochromatiques. Ribier (1969a) mentionne une troisième catégorie de physodes non colorés par ce réactif.

La benzidine diazotée (technique de Jensen et Haug, 1952, appliquée par Gaillard en 1962 et Cosson en 1965) colore en rouge les physodes orthochromatiques au bleu de crésyl. Chez Laminaria digitata, cette catégorie colorable par la benzidine est constituée par des physodes petits et peu nombreux (Chadefaud, 1935, Baardseth, 1964); ces physodes sont par contre très importants et forment des inclusions de plus grande taille chez Laminaria hyperborea. Cette technique permet donc une distinction aisée, appréciable à l'oeil nu, de ces deux espèces.

Vacuoles: les cellules renferment un système de petites vacuoles. Au cours de la différenciation des hyphes médullaires, les vacuoles nombreuses et petites au début, grossissent et forment seulement une ou deux vacuoles dans les hyphes différenciés (Ribier, 1969a).

Noyau: de 4 à 7 µ de diamètre, le noyau est de petite dimension dans les cellules adultes. Il est relativement beaucoup plus gros dans les cellules méristématiques.

Evans (1965), dans une étude des chromosomes, en a précisé la forme et les dimensions. Ce sont de petits grains de 0,4 à 1,7 µm.

Paroi cellulaire: on peut distinguer dans la paroi les différentes couches suivantes:

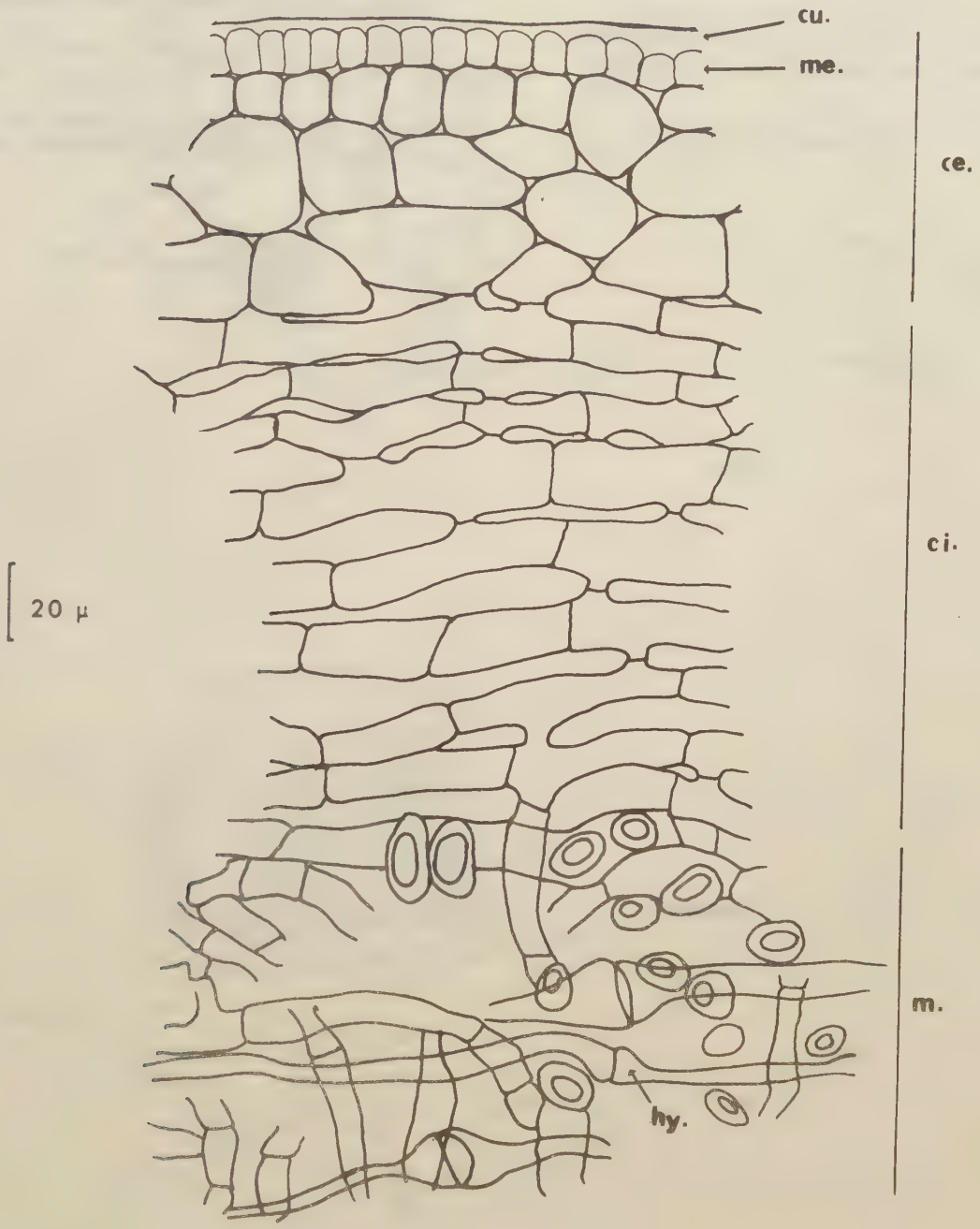


Fig. 2 Coupe longitudinale du stipe de Laminaria digitata
(ce.: cortex externe; ci.: cortex interne; cu.: cuticule;
hy.: hyphes; m.: medulla; me.: méristoderme)

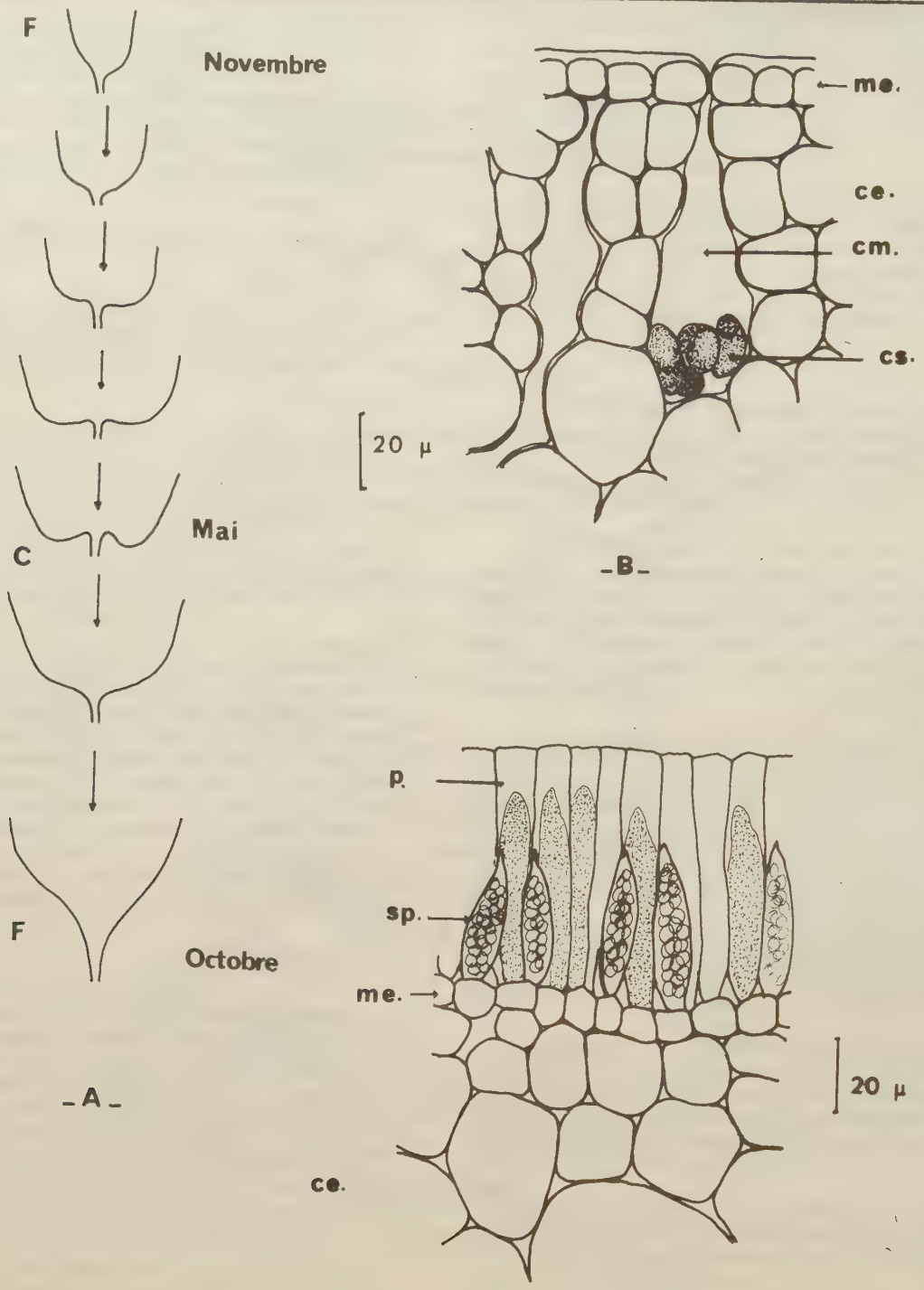


Fig. 3 A. Variation schématique du contour de la base de la lame de Laminaria digitata au cours de l'année (F.: aspect cunéiforme; C.: aspect cordiforme)

B. Coupe transversale de la lame de Laminaria digitata au niveau d'une poche à mucilage (ce.: cortex externe; cm.: canal à mucilage; cs.: cellule secrétrice; me.: méristoderme)

C. Coupe transversale de la lame de Laminaria digitata au niveau d'un sore (ce.: cortex externe; cm.: méristoderme; p.: paraphyse; sp.: sporocyste)

- la lamelle moyenne essentiellement formée par de l'acide alginique associé sous forme d'alginates à des pectines (Andersen, 1956).

- la lamelle primaire également formée de pectine et d'alginates.

- la lamelle secondaire formée essentiellement de cellulose I à fibrilles disposée au hasard dans une matrice amorphe.

Parmi ces constituants chimiques membranaires, l'acide alginique qui est d'une très grande importance, par ses usages, sera étudié ultérieurement.

Canaux à mucilages et cellules secrétrices (cf. 1.32).

2 DISTRIBUTION, ECOLOGIE ET METABOLISME

2.1 Distribution géographique (Fig. 4)

- Atlantique oriental: depuis la mer de Barents jusqu'au nord de la Loire, en France, puis de la côte cantabrique jusqu'à la baie de Vigo. Soulignons que pour certains auteurs (Fischer-Piette, 1963, Seoane-Camba, 1966, Ardré, 1971) la limite méridionale de Laminaria digitata se situerait en fait à l'île de Noirmoutier.

- Atlantique occidental: depuis la côte orientale du Groenland jusqu'au 42e degré de latitude Nord.

La figure 4 établit la répartition géographique de l'espèce en tenant compte des observations des auteurs suivants: Alstaeder (1954), Archangeli (1890), Cardinal (1969), Chapman (1944), Cotton (1912), Crisp et Fischer-Piette (1959), Feldman (1954), Fonseca (1966), Gayral (1966), Le Jolis (1864), Lund (1959 et 1959a), MacFarlane (1952), Seoane-Camba (1968), South (1970), Svendsen (1959), Taylor (1957), Walker (1950, 1956, 1957), Walker et Richardson (1955, 1956, 1957 et 1957a), Wilce (1959).

2.2 Distribution verticale et horizontale

Laminaria digitata vit à la limite inférieure des basses mers de vive eau (B.M.V.E.) dans la partie supérieure de la zone infralittorale, jusqu'à une profondeur pouvant atteindre 10 mètres. Cette situation est en rapport avec la perte d'eau subie par les thalles émergés. D'après Isaac (1935), les thalles perdent, au cours de l'émersion, 21 pour cent de leur poids en 1 h 30, 22 pour cent en 2 h, 30 pour cent en 2 h 30; ces pertes d'eau sont supérieures à celles que présentent, dans les mêmes conditions, des algues brunes de niveau plus élevé comme Fucus serratus.

On rencontre Laminaria digitata en faciès rocheux sur des côtes moyennement battues. Elle est basente sur les côtes abritées.

La répartition verticale des Laminaires a été étudiée en Bretagne par Ernst (1966) et dans des localités écossaises par Walker et Richardson (1955) (Tableau I) et sur les côtes d'Heligoland par Lüning (1970) (Tableau II).

La répartition des Laminaires a été étudiée par Audouin et Pérez (1970) qui ont établi pour une région bien localisée de la Manche orientale une cartographie de Laminaria digitata, à l'aide de dragages et de photographies aériennes. Cette espèce constitue ainsi sur les côtes normandes une zone de peuplement homogène entre 6 et 10 m de profondeur.

Tableau I

Répartition verticale (exprimée en pourcentage du poids total d'algues fraîches) des Laminaires dans une zone de mesure sur les côtes de l'Ecosse du sud-est (d'après Walker et Richardson, 1955)

Profondeur (en mètres au-dessous de la limite inférieure des B.M.V.E.							
	0	1,8	3,7	5,5	7,3	9,2	11
Juillet 1950	1	2	-	-	3	5	1
Mai 1952	16	8	2	-	-	-	-
Octobre / Novembre 1952	17	8	1	-	-	-	-

Tableau II

Répartition verticale de Laminaria digitata sur les côtes d'Heligoland (d'après Lüning, 1970)

Profondeur (m au-dessous du niveau moyen de B.M.V.E.	0	0,25	0,5	0,75	1	1,25	1,5	1,75	2	2,5
Fréquence relative de Laminaria digitata (en % du nombre total d'algues)	0	3	28	22	21	17	5	3	0	0

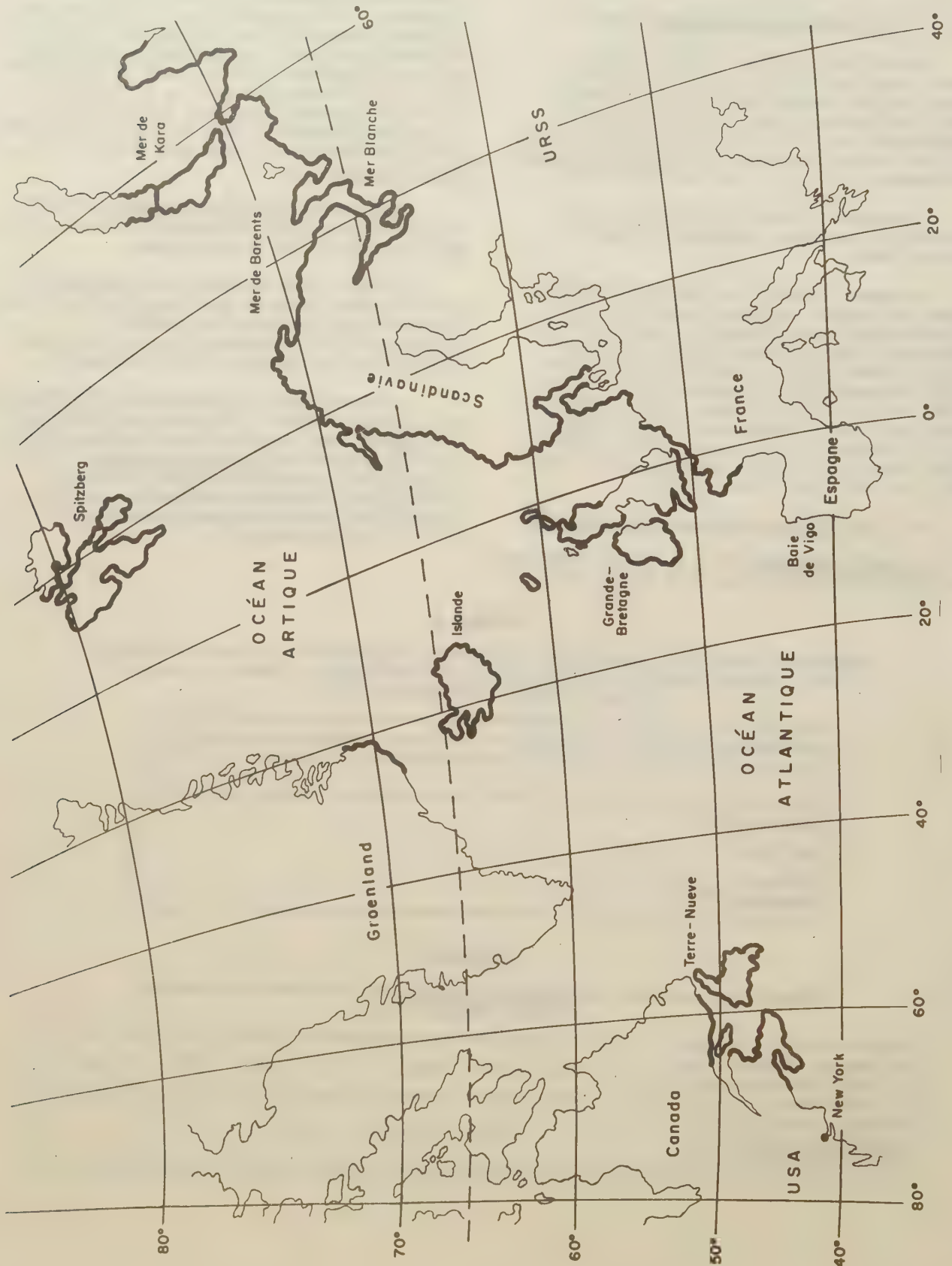


Fig. 4 Répartition géographique de Laminaria digitata

2.3 Facteurs écologiques

- Substrat

Laminaria digitata vit sur les côtes rocheuses (Lewis, 1964) en compétition avec Laminaria saccharina et Halidrys siliquosa. Elle ne peut s'installer sur les graviers, mais on la retrouve dès que les blocs deviennent plus importants, donc il existe une influence de la stabilité du substrat.

- Marée et courant - Actions des vagues

Laminaria digitata dans sa limite supérieure n'est découverte qu'aux très basses mers de vive eau. C'est une algue de côte largement ouverte. On ne la trouve pas dans les régions abritées, si ce n'est dans les zones de courants assez forts (Lewis, 1964).

Laminaria digitata est une espèce de zone moyennement battue et de zones à fort courant.

- Température

Laminaria digitata semble tolérer des températures comprises entre 0 et 18°C. Lewis (1964) indique que Laminaria ne résiste pas à des températures de -4° à -8°C.

- Salinité

Laminaria digitata est très sténohaline. La sensibilité de cette espèce à l'eau douce influe sur sa répartition, en particulier sur les côtes de Scandinavie (Lewis, 1964), chaque fois que des arrivées d'eau douce viennent modifier sensiblement la salinité.

- Pollution

Audouin et Pérez (1970) ont montré que Laminaria digitata disparaît au profit de Laminaria saccharina chaque fois qu'il y a apport élevé de matières organiques et d'alluvions (au voisinage de l'embouchure de rivières en particulier).

2.4 Nutrition et croissance

2.43 Métabolisme

Une étude de Jonston et Davies (1969) a permis de conclure à un catabolisme identique à celui des autres végétaux.

En ce qui concerne l'anabolisme, les travaux de Hellebust et Haug (1969), en employant du carbonate marqué au carbone 14, ont montré les variations de la quantité de carbone fixée sous forme d'alginate dans les différentes parties du thalle et en fonction de divers facteurs comme la lumière. Pour ces auteurs, la formation de l'acide alginique paraît liée à la photosynthèse par l'intermédiaire du mannitol, corps précurseur dans la biosynthèse de l'acide alginique.

Cependant, une récente étude (1972a) de ces mêmes auteurs démontre que la synthèse de l'acide alginique s'effectue, non par l'intermédiaire du mannitol, mais essentiellement avec le carbone incorporé dans des acides aminés, alanine et acide aspartique principalement.

Par l'emploi du C14, ils ont précisé (1972) que la synthèse de l'acide alginique est de 3 à 4 fois plus rapide dans la lame que dans le stipe; ils ont aussi suivi le transport de carbone radioactif entré dans des produits de photosynthèse depuis les cellules superficielles assimilatrices jusqu'aux tissus médullaires où il se retrouve dans des molécules d'alginate.

Enfin, Hellebust et Haug (1972) ont montré que l'activité photosynthétique est indépendante de l'âge des tissus mais que les tissus jeunes sont plus actifs dans la synthèse de l'acide alginique.

Quelques travaux se sont intéressés au métabolisme de certains éléments chez Laminaria digitata: pour le zinc, Bryan (1969) a montré qu'aucun système n'assure la régulation de la pénétration de cet élément qui peut s'accumuler et se concentrer dans les cellules.

Après Mangenot (1928), Freundler (1924, 1925, 1928), Kylin (1931), Lunde et Closs (1930), Rinck et Brouardel (1949), Roche, Thoai et Lafon (1949), Roche et Yagi (1952), grâce à l'emploi d'éléments radioactifs, Shaw (1959, 1959a et 1960), puis Roche et André (1963),ont pu donner un schéma assez complet des transformations de l'iode dans Laminaria digitata. Cette substance, par l'action d'une enzyme sur les iodures de l'eau de mer, pénètre sous forme d'iode libre. Dans les cellules l'iode est ramené à l'état d'iodures qui s'accumulent, mais, au niveau des couches superficielles, sous l'action de l'iodure-oxydase, les iodures redonnent de l'iode qui s'échappe: c'est le phénomène de l'iodovolatilisation mis en évidence par Dangeard (1928, 1930, 1930a, 1931, 1933). Shaw a montré en outre que l'absorption d'iode est liée à un accroissement du taux de la respiration.

2.44 Croissance

(i) Modalités et rythmes de croissance, zone de croissance

A. Stipe

D'après les auteurs, le stipe s'accroît en longueur grâce au fonctionnement de la zone méristématique stipofrondale. L'augmentation de son diamètre résulte des divisions du méristoderme.

La croissance en longueur du stipe passe par deux maximums au cours de l'année (Fig. 5A): l'un en mai, l'autre en novembre, pour des algues de la Manche (Cosson, 1967). Au cours de ces périodes, l'accroissement atteint journellement la moyenne de 0,6 pour cent. Il est nul en février, ainsi que de juillet à septembre.

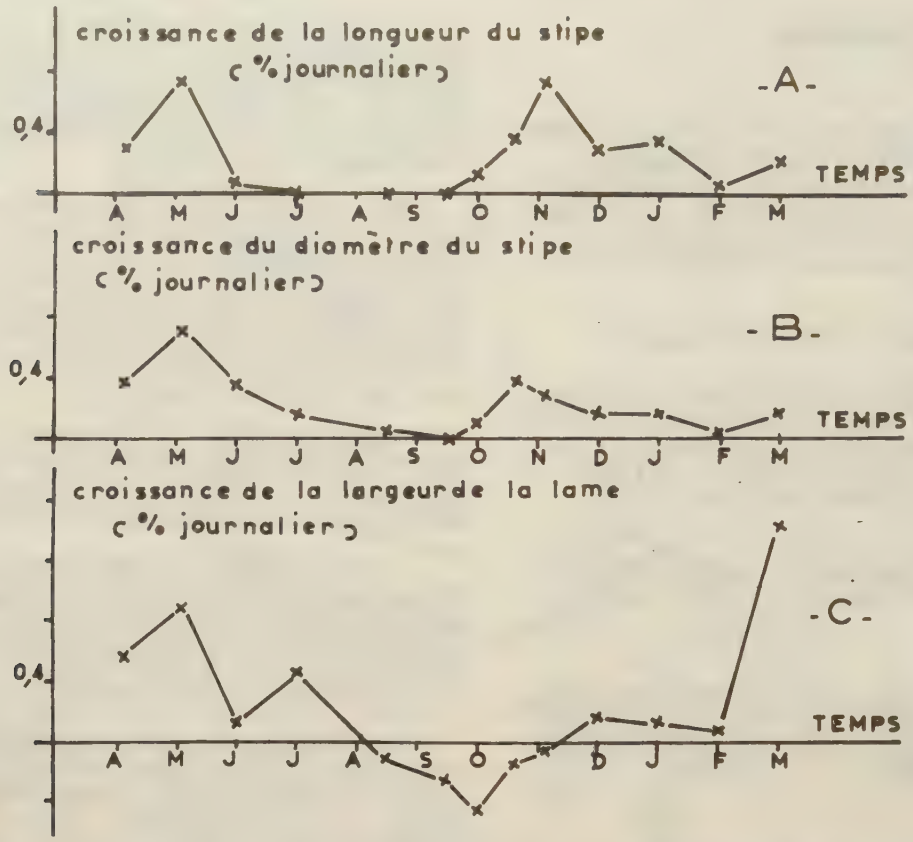


Fig. 5 Croissance au cours de l'année du thalle de Laminaria digitata (d'après Cosson, 1967)

A. Croissance en longueur du stipe B. Croissance en diamètre du stipe C. Croissance en largeur de la lame

L'augmentation du diamètre du stipe passe aussi par deux maximums aux mêmes époques (Fig. 5B). Cet accroissement maximal est journellement de l'ordre de 0,4 pour cent. Il n'y a aucune augmentation du diamètre aux époques où la croissance en longueur est nulle.

B. Lame

La croissance de la lame résulte du fonctionnement du méristème stipofrondal. Cette croissance est la résultante de la production de nouveaux tissus par cette région et de la nécrose de tissus âgés situés à l'extrémité de la lame.

(a) Croissance en longueur

Pour des algues de la Manche, la croissance en longueur passe par un maximum d'avril à juin. Pour le mois de mai, elle a été évaluée à 400 pour cent pour la région de 10 cm de longueur initiale située immédiatement au-dessus du stipe. La croissance minimale pour ces algues se situe en automne. Pour Sundene (1958), Kirejeva et Schapova (1938), elle est alors nulle; d'après Cosson (1967) et Pérez (1968), elle n'est pas nulle, mais très faible (1,3 pour cent pour le mois d'octobre d'après Cosson, pour la région considérée ci-dessus).

Des techniques consistant à repérer des niveaux déterminés tout le long de la lame ont permis de constater que la croissance en longueur diffère beaucoup avec le niveau considéré. Elles ont permis, en outre, de montrer que l'allongement maximal se situe à des niveaux différents suivant l'époque considérée. Ainsi, il est entre 4 et 6 cm au-dessus de la limite stipofrondale (zone III) pendant la période de plus grande croissance; il se situe entre 0 et 2 cm (zone I) pendant la période de plus faible croissance (Fig. 6).

En définitive, il est possible de distinguer trois zones successives depuis la base de la lame:

1. une zone méristématique où ont lieu seulement des multiplications. Elle correspond aux 2 ou 3 premiers centimètres de la lame.
2. une zone directement au-dessus de la précédente, haute de 6 à 8 cm, où ont lieu des allongements cellulaires.

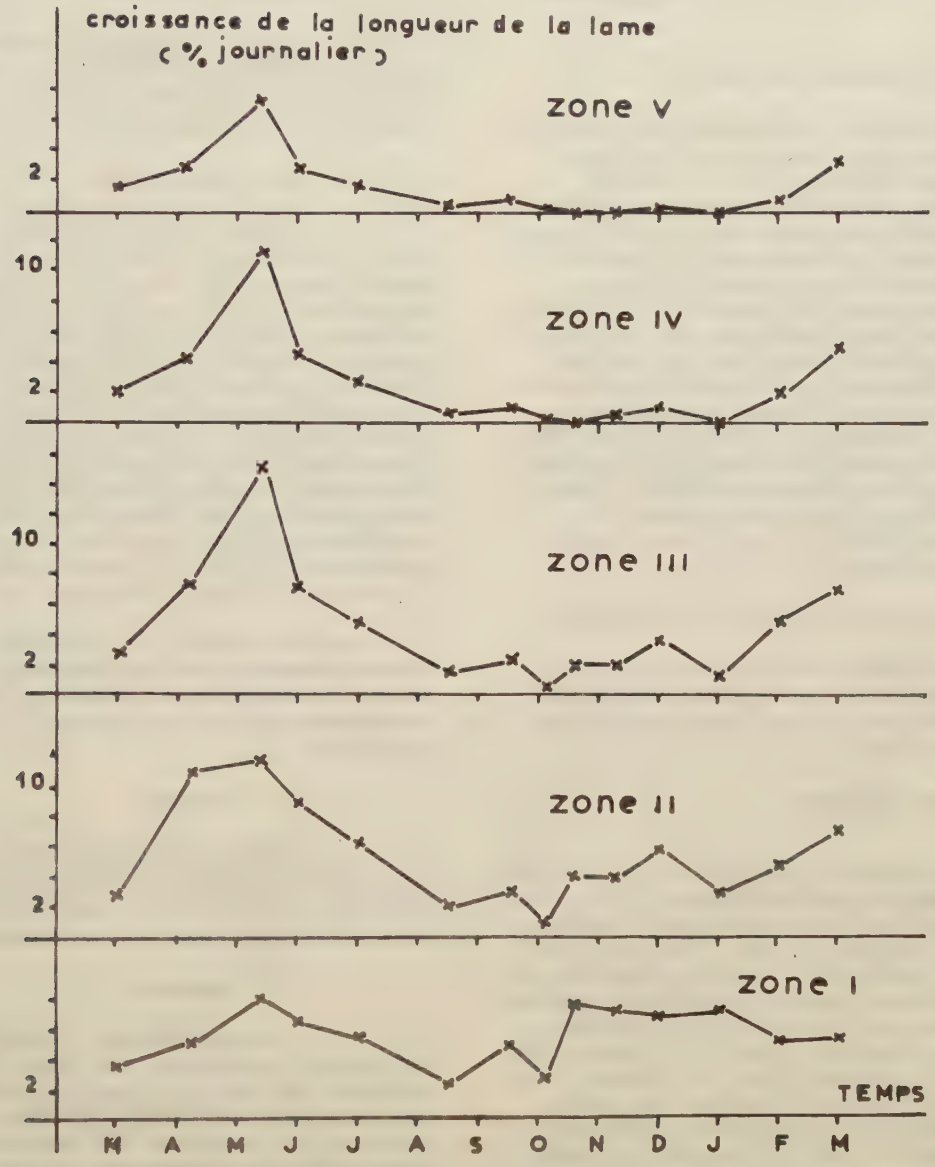


Fig. 6 Croissance au cours de l'année de la longueur de la lame de Laminaria digitata (d'après Cosson, 1967)

3. une zone où la croissance est pratiquement nulle.

Ainsi, la région de croissance correspond environ aux dix premiers centimètres de la lame.

(b) Croissance en largeur

La croissance en largeur suit sensiblement le rythme de la croissance en longueur. Cosson (1967), puis Pérez (1968), en suivant les variations de largeur des lames par mensuration à une distance constante de la limite stipo-frondale (2 cm) et en décalquant les contours à intervalles successifs des lames de thalles repérés sur le terrain, ont montré qu'il s'opère un changement de forme de la lame qui se traduit statistiquement à ce niveau (Fig. 5C) par une apparente décroissance de la largeur de la lame. Ainsi, il a été mis en évidence que la lame passe d'un état cunéiforme en automne à un état cordiforme au printemps (cf. Fig. 3A). Le changement de forme n'est donc pas seulement imputable à des facteurs écologiques comme l'a démontré Sundene (1964)(cf. 1.31) mais aussi à des facteurs internes.

(ii) Facteurs ayant un rôle sur la croissance

On peut distinguer des facteurs qui sont liés à l'état du thalle même, c'est-à-dire des facteurs internes, et des facteurs écologiques ou facteurs externes.

A. Facteurs internes

Sous cette rubrique, se place le facteur âge du thalle en fonction duquel Sundene (1964), puis Pérez (1969c) ont évalué la croissance d'algues repérées sur le terrain et dont l'âge peut être déterminé. Un thalle de 30 cm étant âgé d'un an (cf. 3.23), l'évaluation de la croissance globale annuelle dans une portion de la lame haute de 10 cm au-dessus du stipe a permis de montrer que la croissance est maximale pour des thalles âgés de trois ans (150 cm pour la région qui avait 10 cm à l'origine); elle diminue en effet pour des thalles âgés de 4 ans (118 cm pour la zone de 10 cm à l'origine) et n'est que de 100 cm pour la même région chez des thalles de 2 ans.

En ce qui concerne la croissance mensuelle, les courbes (Fig. 7a) établies pour des thalles âgés de 2, 3, 4 ans montrent que l'activité méristématique est maximale chez les thalles de 2 ans. Cette activité diminue avec l'âge, mais s'étend sur une période plus importante chez des thalles âgés de 3 et 4 ans. Compte tenu de la destruction des tissus dans la partie terminale des thalles, en valeur absolue, pour une population étudiée par Pérez, la taille maximale est atteinte par des thalles de 3 ans (Fig. 7a). Les thalles de 4 ans ont une taille sensiblement égale ou légèrement inférieurement à celle des thalles de 3 ans (Fig. 7b).

B. Facteurs externes

Les quatre facteurs sur le rôle desquels on a quelques renseignements sont la température, la salinité, la lumière et la profondeur à laquelle se sont développés les thalles.

(a) Température:

L'étude de Sundene (1964) sur le rythme de la croissance de laminaires appartenant à des populations situées les unes au sud de la Norvège, les autres au nord, a montré des différences qui paraissent imputables à la température. C'est ainsi que la période de croissance maximale est légèrement décalée vers l'été pour des populations situées au nord; la croissance est pratiquement nulle en été dans les populations les plus méridionales alors qu'elle reste appréciable pendant la même saison chez les algues septentrionales. Cet auteur en a déduit que la température devient inhibitrice pour des valeurs supérieures à 18°C et que des températures de l'ordre de 22°C sont léthales.

De même, Mann (1972) constate, en Nouvelle-Ecosse, que la croissance de cette espèce est maximale au début de l'année, lorsque la température est voisine de 0° à 10 m de profondeur.

(b) Salinité

Laminaria digitata est une espèce faiblement euryhaline. Elle disparaît en effet dans les localités où la salinité s'abaisse au-dessous de 25 pour mille (Sundene, 1964).

(c) Lumière

Les observations de Sundene (1964) relatives à des algues des côtes de Norvège montrent que dans les localités septentrionales, la croissance des thalles en hiver est nulle, alors qu'elle manifeste un certain taux dans des localités méridionales, par ailleurs comparables. Ces résultats laissent à penser qu'un seuil d'éclairement peu élevé, mais qui reste à préciser, est nécessaire pour la croissance; il serait souhaitable que des travaux expérimentaux précisent également les relations entre croissance et intensité lumineuse, le rôle des différentes radiations et celui de la photopériode.

(d) Profondeur

Pour des populations du Calvados, Pérez (1969), étudiant comparativement la croissance d'algues de même âge, à la même époque de l'année, sur des thalles vivant au niveau

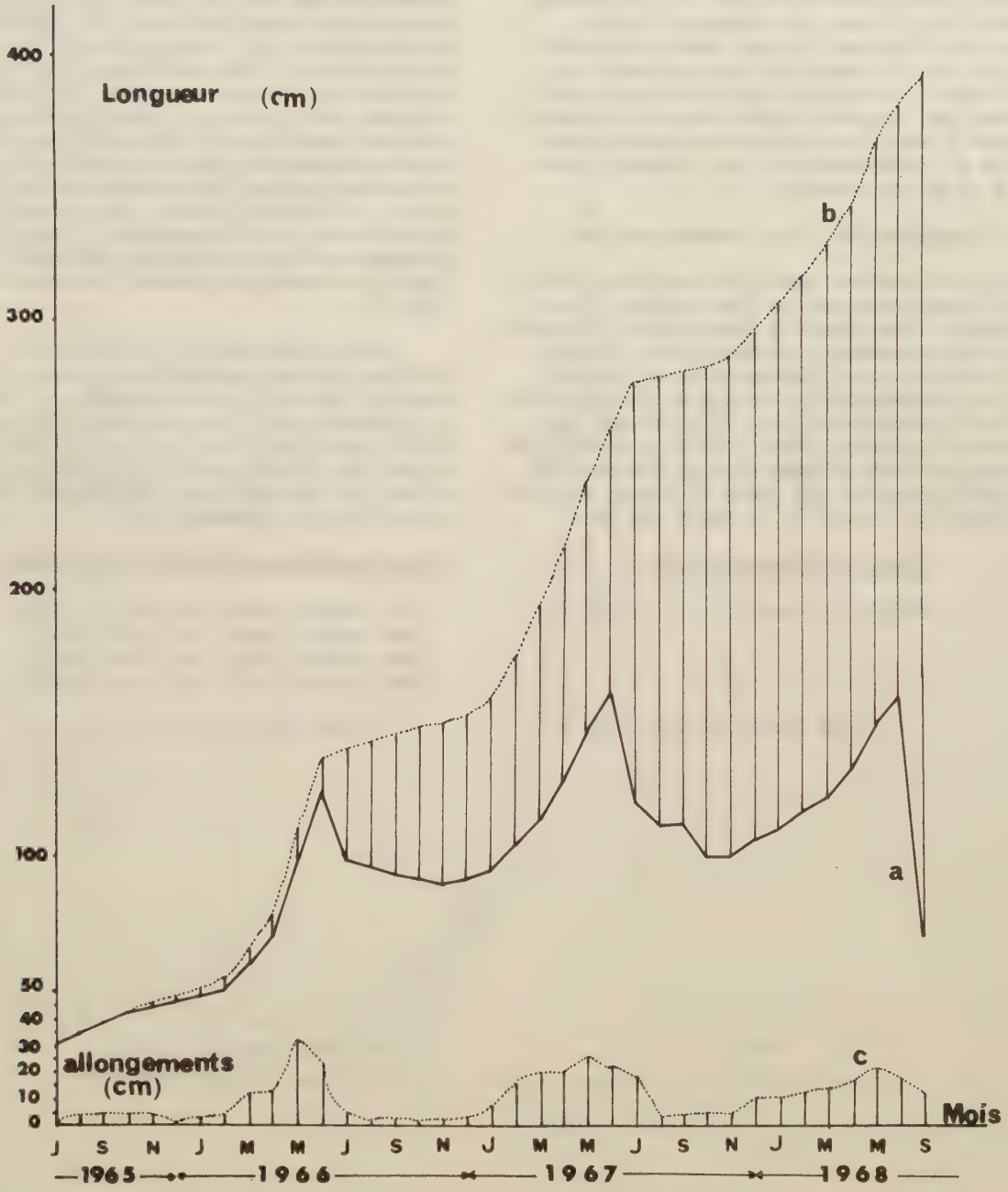


Fig. 7 Evolution de la croissance de thalles de 1 an au cours des trois années suivantes (d'après Pérez, 1969)

a. Evolution réelle de la longueur de la lame

b. Evolution théorique de la longueur de la lame s'il n'y avait pas d'usure apicale

c. Evolution de la croissance réelle de la longueur de la lame

inférieur des basses mers de vive eau et sur des thalles de l'étage infralittoral (-5 m environ), a constaté que le taux de croissance de ces derniers est d'environ 30 pour cent plus élevé. Il doit en être de même pour la croissance des stipes; ceux-ci atteignent pour des thalles de profondeur une longueur totale moyenne nettement supérieure à celle des thalles de niveau élevé (60-70 cm en profondeur pour une longueur inférieure à 40 cm en surface).

(iii) La régénération - Son intérêt pratique

S'il est pratiqué dans des conditions déterminées, le sectionnement du thalle donne lieu à la formation d'une nouvelle lame entière; on peut parler d'un phénomène de régénération. Cosson (1967) a montré que le phénomène ne se produit que si le sectionnement du thalle a lieu au moins à 5 cm de la base de la lame. Poursuivant les expériences de Cosson, Pérez (1967a) a étudié les conditions de cette régénération en fonction de la période à laquelle est faite la coupe, sur des algues âgées de 2 ans. Il a montré que la régénération est plus rapide si la coupe est effectuée en période de forte croissance; la taille normale par comparaison avec des témoins est alors atteinte en 5 mois, alors qu'elle n'est atteinte qu'en 6 mois environ si la coupe est effectuée en période de faible croissance. Pérez a montré en outre que le taux d'allongement mensuel est sensiblement plus important chez les algues sectionnées dans les conditions définies ci-dessus que chez des algues croissant normalement. En d'autres termes, la croissance paraît stimulée par le sectionnement. Toutefois ce phénomène est plus important en période de forte croissance que pendant le reste de l'année (Fig. 8).

Pérez a été amené à insister sur l'intérêt pratique de ces constatations. Ainsi, comme le montrent les chiffres ci-dessous, il conclut à la production en 2 ans, en pratiquant des coupes sur la lame deux fois par an, de trois fois plus de matière fraîche que si les thalles sont récoltés par les pratiques habituelles qui ne permettent pas la régénération.

Algue entièrement coupée	
Thalle de 2 ans.....	420 g
Poids total récolté..	420 g

Algue partiellement coupée et pouvant régénérer		
1ère coupe: thalle de 2 ans	(avril)	380 g
2ème coupe: thalle de 2 ans	(sept.)	230 g
3ème coupe: thalle de 3 ans	(avril)	380 g
4ème coupe: thalle de 3 ans	(sept.)	250 g
Poids total récolté.....		1 240 g

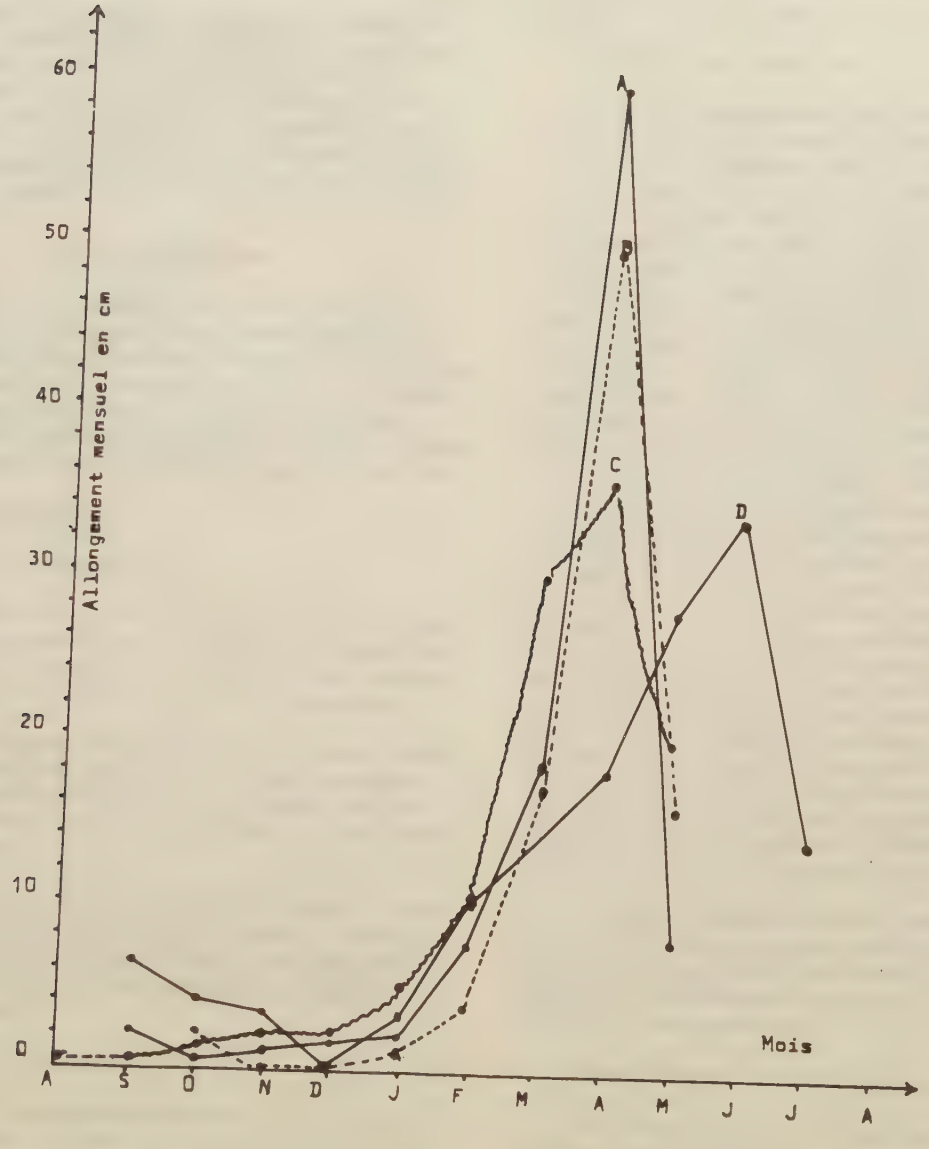


Fig. 8 Comparaison entre les allongements de thalles de Laminaria digitata en cours de régénération et de thalles témoins (D) d'après Pérez (1967a)

A: thalles coupés en septembre;
B: thalles coupés en octobre;
C: thalles coupés en août

3 HISTOIRE DE LA VIE DE L'ALGUE

3.1 Cycle de vie

3.11 Alternance de générations

Le cycle de Laminaria digitata s'accomplit grâce à deux générations successives: la génération sporophytique qui correspond au thalle macroscopique, et la génération gamétophytique représentée par des prothalles microscopiques. Le cycle est donc digénétique hétéromorphe. Il existe des gamétophytes mâles et des gamétophytes femelles distincts.

3.12 Phases nucléaires

La méiose se produit lors de la formation des zoospores ainsi que l'ont montré des comptages chromosomiques effectués, d'une part dans les jeunes sporophytes, d'autre part dans les sores et dans les gamétophytes. Le cycle est donc haplodiploïde (haplodiplophasique) avec une phase haploïde réduite par rapport à la phase diploïde.

3.2 Reproduction

3.21 Sexualité

La fécondation est une oogamie. Elle a lieu avant que l'oosphère soit complètement émise hors de l'oocyste. Le zygote ainsi formé sur un prothalle femelle y commence son développement.

Parthénogénèse: Chapman (1962) a mentionné la possibilité d'un développement parthénogénétique de jeunes sporophytes. Il semble que de tels sporophytes n'aient pu parvenir à des dimensions normales.

Hybridation: Sundene (1958) a procédé à des hybridations entre différentes formes. Entre autres, il a réalisé l'hybridation de Laminaria digitata f. typica, et de Laminaria digitata f. stenophylla.

3.22 Maturité

A partir de la germination du zygote, à un certain âge, de l'ordre de 18 à 20 mois sur les côtes de la Manche (Pérez, 1970), les lames deviennent fertiles, c'est-à-dire présentent des régions de couleur plus foncée dont la surface porte de nombreux sporocystes; ces régions sont appelées "sores". Sur une coupe transversale au niveau d'un sore (Fig. 3C), on observe des sacs allongés remplis de nombreuses petites cellules; ces sacs sont les sporocystes uniloculaires parmi lesquels se trouvent des éléments stériles, les "paraphyses", grandes cellules dont la partie supérieure est épaisse, blanchâtre, gélifiée.

A maturité, les sporocystes s'ouvrent au sommet et libèrent 32 à 64 zoospores. La zoospore est une petite cellule pleurokontée à fouets inégaux qui renferme un plaste, une gouttelette lipidique et de nombreux corps physoïdes (Chadefaud, 1927, 1935).

- Période de fertilité

Les renseignements que l'on possède au sujet de la période de l'année où les spores sont émises sont assez différents avec les auteurs. Sauvageau (1915), Hamel (1931-39) et Pérez (1970) signalent pour des populations de la Manche une fertilité continue avec, toutefois, d'après Pérez, deux maximums sur les côtes du Calvados, l'un en juillet-août, l'autre en novembre-décembre. Harries (1932) considère que la fertilité s'étend de septembre à janvier avec un maximum au début de novembre. Cosson (1967) indique une période fertile s'étendant du mois d'août à janvier. Pour des algues de la mer de Barents, Kirejeva et Schapova (1938) indiquent une période de fertilité franchement estivale. La divergence de ces données est très probablement en rapport avec les variations des conditions de milieu dans lesquelles se sont développées les algues observées. La température paraît pouvoir être l'un des principaux facteurs responsables de ces variations: il semble possible qu'une valeur minimale de la température atteinte à un moment donné de l'année réduise la période de fertilité: on peut ainsi expliquer les résultats des auteurs soviétiques dans la mer de Barents. De même, la fertilité limitée signalée par Cosson pour les mêmes algues de niveau élevé que celles observées ensuite par Pérez, s'expliquerait par la température anormalement basse subie pendant l'hiver 1962-63 par les thalles qu'il a observés en 1963-64.

Harries considère que le maximum de fertilité est en relation avec la composition chimique de l'eau de mer, car cet auteur souligne l'existence d'un minimum du rapport C/N lorsque la fertilité est maximale.

- Fertilité et âge des thalles

Les données que l'on possède sur la fertilité en fonction de l'âge des thalles sont celles de Pérez (1971) qui, nous l'avons vu, sur des algues de la Manche, indique une première apparition de l'état fertile chez des thalles âgés de 18 à 20 mois. Sur ces thalles, la partie fertile est limitée à une étroite région distale. Il faut attendre la troisième année pour que la surface fertile atteigne environ 50 pour cent de la surface totale. Ce pourcentage de fertilité atteint 80 pour cent de la lame pendant la quatrième année; il restera le même jusqu'à la disparition des thalles.

Ces résultats concernent globalement des populations de Laminaria digitata, mais il faut souligner qu'ils ne sont pas applicables à chaque thalle considéré individuellement; en effet, pour un thalle donné, la production de sores semble discontinue.

3.23 Développement des spores et du zygote

Dès 1910, Drew (1910), Sauvageau (1915), Kylin (1915), Fallis (1916) ont observé et décrit le développement des spores et du zygote. Celui-ci peut se résumer comme suit:

(i) Développement des spores (Fig. 9)

Après quelques heures de nage libre, la zoospore se fixe, perd ses flagelles, prend une forme arrondie. Cet état est désigné par Sauvageau sous le nom d'"embryospore". L'embryospore de 5 à 6 µ de diamètre germe immédiatement en émettant un prolongement dans lequel s'engage le contenu vivant. Une cloison transversale isole, dans ce tube de germination, une partie vivante distale à partir de laquelle se fait l'évolution dont l'aboutissement est un petit filament formé de quelques cellules, appelé "prothalle".

L'observation des germinations encore jeunes issues d'un nombre important de spores permet de reconnaître l'existence de deux formes de prothalles: les uns constitués par de petites cellules sont très ramifiés; ils différencient latéralement sur leurs cellules, des renflements ovoïdes, incolores, dont le contenu se condense en une masse cytoplasmique unique autour du noyau. Ces renflements sont des spermatocystes desquels s'échappe, à maturité, une seule cellule mâle biflagellée, pleurokontée. Les prothalles porteurs de spermatocystes sont donc des gamétophytes mâles.

L'autre catégorie, à cellules plus grosses, moins nombreuses, est celle des prothalles femelles moins ramifiés. Certaines de leurs cellules sont des oocystes dont le contenu se condense en une oosphère, cellule dépourvue de flagelle qui fait saillie hors de la cellule mère et peut alors, sans être complètement émise hors de l'oocyste être fécondée par un gamète mâle.

Dès que la fécondation est accomplie, le zygote entre en division et donne naissance à un massif pluricellulaire, toujours situé sur le gamétophyte femelle. Ce massif est à l'origine d'une plantule, c'est-à-dire d'un nouveau sporophyte (cycle digénétique hétéromorphe).

(ii) Développement du zygote (Fig. 10)

Dès sa formation, le zygote se divise transversalement en deux cellules, qui se divisent à leur tour transversalement; par le même mécanisme, il se forme une file de 8 à 12 cellules. A ce stade, la cellule basale s'allonge en un rhizoïde dans lequel s'engage le cytoplasme.

Des divisions longitudinales dans chaque cellule non rhizoïdale aboutissent à la formation d'une petite lame formée de quatre files longitudinales de cellules. De nombreux rhizoïdes apparaissent à partir de cellules situées au-dessus du premier rhizoïde. En même temps, de nouvelles divisions longitudinales et transversales de toutes les cellules donnent naissance à un massif cellulaire lamelleux unistrate.

Des cloisons parallèles au plan de la lame apparaissent progressivement de la base vers le sommet et donnent naissance à une lame formée de deux couches cellulaires dans sa partie basale et à une seule strate dans sa région distale. En même temps, les cellules de la partie basale de la plantule se disposent les unes par rapport aux autres de manière à lui faire prendre une forme cylindrique qui est l'ébauche du stipe. Les cellules basales de cette ébauche émettent de courts diverticules cloisonnés dont la coalescence produit un disque qui se substitue aux premiers rhizoïdes et assure désormais la fixation de la jeune plantule au substrat.

A partir de cet état de développement, une nouvelle division périclinale de l'une des couches donne à la lame une structure tristromatique dans sa partie basale ; la couche médiane est alors la première couche corticale. Une division périclinale de l'autre couche aboutit à une plantule tétrastromatique à la base, unistromatique au sommet et à la périphérie, avec des régions intermédiaires tri et bistromatiques. En outre, des divisions anticlinales de la strate superficielle appelée "méristoderme" accroissent la jeune lame en surface et l'absence de divisions périclinales maintient une région unistrate sur une certaine largeur des marges. A ce stade, le méristoderme ne se divise plus que par des cloisons anticlinales; les cellules corticales, outre des cloisons anticlinales, produisent des cloisons obliques qui permettent la différenciation de cellules allongées, première ébauche de la région médullaire. En effet, l'allongement progressif de ces cellules et leurs divisions transversales aboutissent à la formation des hyphes médullaires déjà décrits ci-dessus (cf. 1.32). La couche corticale subit ensuite de nouvelles divisions périclinales qui sont à

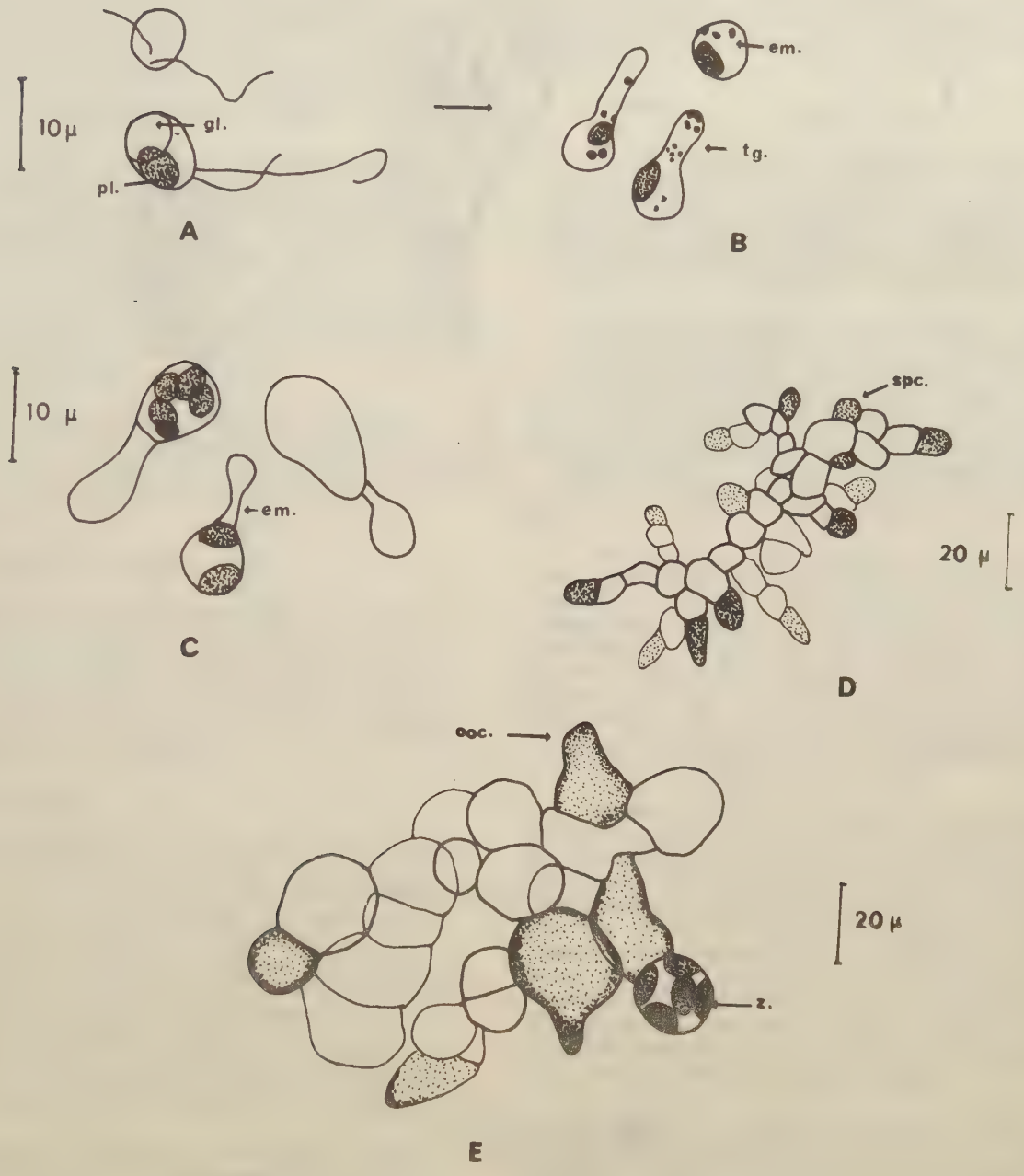


Fig. 9 Germination de la spore de Laminaria digitata:
A: zoospores; B: embryospores; C: germination de l'embryospore;
D: gamétophyte mâle; E: gamétophyte femelle
(em.: embryospore; gl.: globule lipidique; ooc.: oocyste;
pl.: plaste; spc.: spermatocyste; tg.: tube de germination;
z.: zygote)

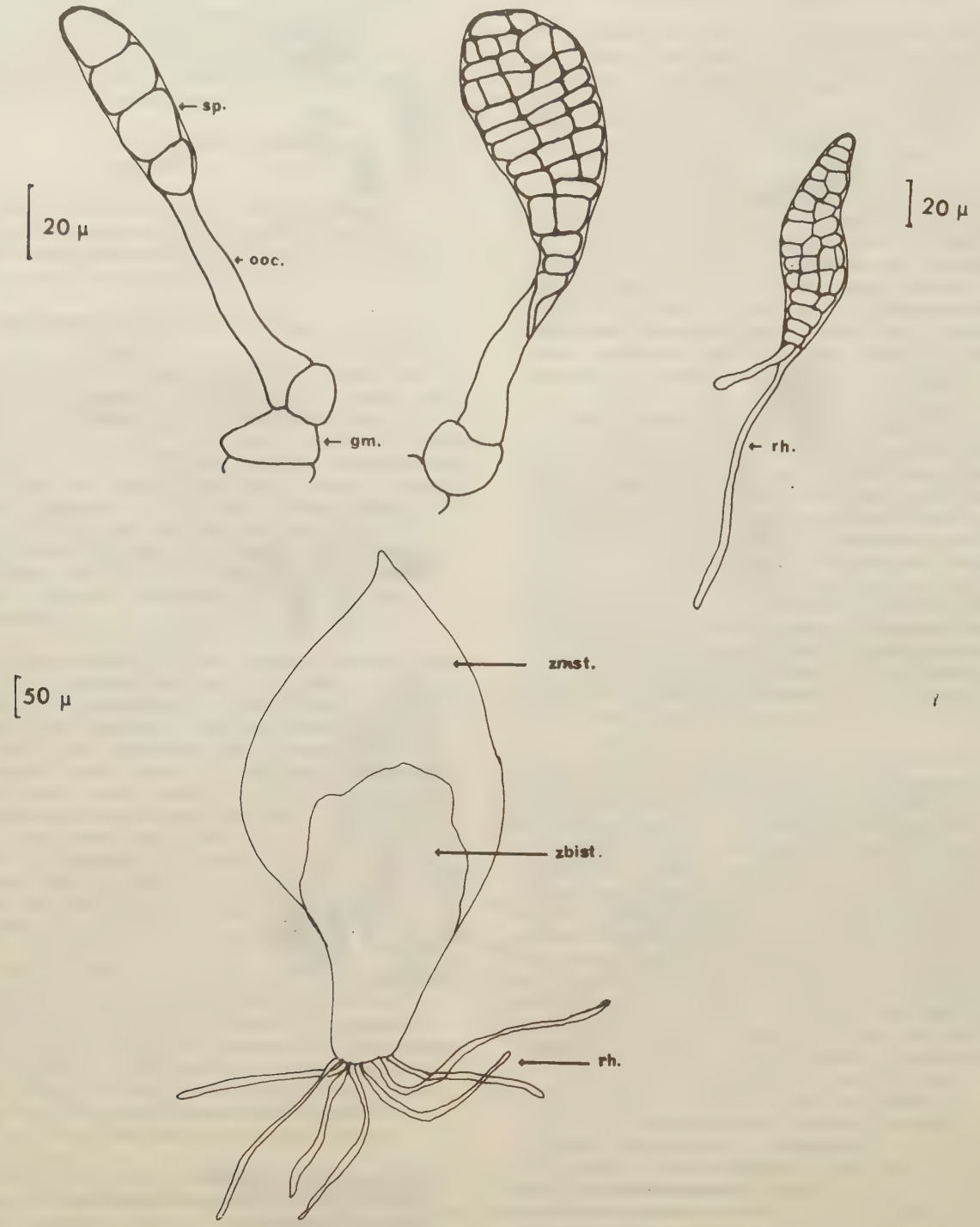


Fig. 10 Germination du zygote
(gm.: gamétophyte; ooc.: oocyste; sp.: sporophyte; rh.: rhizoïde; zmst.: zone monostromatique; zbist.: zone bistromatique)

l'origine de nouvelles couches corticales internes, susceptibles de s'allonger et de fournir de nouveaux éléments médullaires, d'autant plus différenciés qu'ils sont plus centraux. A partir d'un certain moment, la couche corticale, par division périclinale, découpe vers l'extérieur des couches qui vont constituer le cortex externe.

Les canaux à mucilage prennent naissance dans la région sous-méristodermatique au stade où l'assise corticale différencie des éléments médullaires vers l'intérieur. Ils apparaissent alors sous forme de méats entre les cellules de cette assise. En même temps, certaines cellules du méristoderme se divisent périclinalement et donnent naissance à de petites cellules arrondies qui se trouvent au bord des méats: ce sont les cellules secrétrices.

En définitive, il a été établi par Pérez (1970) que dans le milieu naturel, il faut attendre 10 à 12 mois à partir de la germination du zygote pour obtenir une algue d'une trentaine de centimètres.

(iii) Besoins écologiques

Des expériences sur des algues cultivées en laboratoire dans le milieu "Erdschreiber" ont permis à Kain (1969) et à Pérez (1970, 1971 et 1971a) de tirer quelques conclusions sur les besoins écologiques du développement des spores et du zygote, en particulier, en ce qui concerne la température et la lumière.

- Température

D'après Kain (1969), la maturité des gamétophytes est atteinte en 13 à 14 jours à la température de 10°C. En outre, aucune différence sensible dans le développement des gamétophytes n'est observée entre 10 et 17°C. Par contre, d'après Pérez (1970), les températures élevées (de l'ordre de 15°C) favorisent le développement des formations végétatives aux dépens de la formation des gamètes. Chapman (1962) signale ce fait en montrant que les organes reproducteurs se forment à des températures basses (2-6°C) et beaucoup moins bien à 13-15°C.

Les jeunes sporophytes atteignent un développement maximal pour des températures de 13°C, un développement minimal pour des températures de 7 à 9°C et 20°C. La température de 22°C semble être léthale pour Laminaria digitata.

La thermopériode ne semble pas avoir une grande influence sur le stade adélophycée et sur les plantules. Le développement ne dépendrait que de la température qui s'exerce sur les cultures au cours de la période éclairée (Pérez, 1970).

- Lumière

La germination des spores passe par un maximum pour une intensité lumineuse de 1 500 à 4 000 lux (Pérez, 1970). Les faibles éclairements ralentissent la germination; le facteur lumière joue certainement à cet égard le rôle d'un facteur limitant dans l'extension de l'algue en profondeur.

En ce qui concerne les prothalles, lorsque l'intensité lumineuse croît, il y a réduction de la phase végétative et une activation de la gamétogénèse (Pérez, 1970). Kain (1969) a précisé les valeurs minimales de l'éclairement qui assure la survie des gamétophytes: elle est de 10 à 20 lux. Pour cet auteur, l'éclairement optimal assurant la maturité des prothalles et la croissance des plantules est de 500 à 600 lux.

La croissance des plantules est en relation avec l'éclairement. En effet, dans les jeunes stades, la croissance est plus rapide avec une intensité lumineuse de 3 500 lux. Mais lorsque la plantule acquiert une deuxième couche cellulaire, l'intensité lumineuse optimale n'est plus que de 2 500 lux. A 3 500 lux, il apparaît une décoloration des thalles. Il y a donc une variation de l'optimum d'intensité lumineuse avec l'âge de la plantule (Pérez, 1970).

La décoloration des tissus de l'algue sous l'action de fortes lumières (en particulier, lors de l'émersion des laminaires des plus hauts niveaux en été) a déjà été indiquée par Biebl (1959). Les expériences de cet auteur ont montré que la décomposition de la chlorophylle de Laminaria digitata augmente par l'adjonction à la lumière de radiations de courte longueur d'onde; cependant une irradiation par les seuls rayons ultraviolets ne produit pas le phénomène. Pour atteindre leur nocivité maximale, les UV doivent être accompagnés de rayons de grande longueur d'onde.

La nature des radiations n'aurait pas d'influence sur le développement comme l'a montré Pérez (1970) par des expériences de cultures d'algues recevant une énergie lumineuse donnée apportée par des radiations de longueurs d'onde différentes (mais non strictement monochromatiques).

4 POPULATION

4.1 Physionomie des populations

Les données ci-dessous résultent essentiellement des travaux effectués par Cosson (1967), dans la Manche occidentale, sur une population de rive, puis par Pérez (1969), sur une population de l'étage infralittoral vers 5 m de profondeur.

4.12 Composition en poids et en taille

- Composition de la population par rapport aux dimensions de la lame

En ce qui concerne la longueur de la lame, les histogrammes de Pérez (1969) font apparaître quatre classes modales (A, B, C, D), particulièrement nettes au printemps et en été (Fig. 11A). Les valeurs modales de chaque classe augmentent au cours de l'année, passent par un minimum en janvier et par un maximum en juin-juillet. On constate qu'en novembre, la courbe ne présente plus qu'un seul sommet qui peut s'expliquer par une destruction tissulaire apicale que ne compense alors aucune croissance intercalaire. En hiver, un nouveau pic est amorcé; il correspond à l'apparition des thalles de 5 cm de long qui, compte tenu de la durée nécessaire pour atteindre cette dimension, sont âgés de 10 mois environ (cf. 3.23(ii)).

La présence de quatre sommets sur les histogrammes de mars à août traduit la présence, dans la population étudiée, d'une hétérogénéité correspondant à des différences d'âge des thalles. Si l'on tient compte du fait que les algues mesurées ont plus de 10 mois pour les plus petites, les deux premiers pics (A et B) correspondent aux algues vivant leur 2ème année, le troisième pic (C) résulte des lames ayant 2 ou 3 ans, et le quatrième pic (D) provient des thalles âgés de plus de trois ans. Bien qu'il existe des algues âgées de plus de quatre ans, leur présence n'apparaît pas dans les histogrammes, du fait de leur faible proportion numérique.

Sur une population de "rive" de la même région, Cosson (1965, 1967), a mis en évidence la présence de trois classes modales seulement. Il semble que les conditions plus défavorables à ce niveau expliquent la disparition des thalles à partir d'un âge moins avancé.

La moyenne de la longueur de la lame passe au cours de l'année par un minimum situé à 40 cm en janvier-février, et par un maximum situé vers 1 m en mai-juin. Ces valeurs ne sont pas différentes selon qu'il s'agit de populations de "rive" ou de populations de "mer".

En ce qui concerne la largeur de la lame, d'après Pérez (1969), on retrouve la division de la population en 4 classes modales. La moyenne des largeurs passe par un maximum de 35 cm environ au printemps et par un minimum de 16 cm en hiver.

- Composition de la population par rapport aux dimensions du stipe

D'après Pérez (1969), les histogrammes portant sur la longueur du stipe, pour des algues de "mer", présentent, dans ce cas, six sommets (Fig. 11B).

L'existence de deux classes modales supplémentaires par rapport aux histogrammes relatifs aux lames peut s'expliquer ou bien par la présence de deux périodes de croissance annuelle pour le stipe, ou bien par la présence de deux grandes périodes d'apparition massive de jeunes thalles dans l'année, ou encore plus probablement par la résultante de ces deux facteurs.

La moyenne annuelle de la longueur du stipe (en profondeur) passe par un maximum de 35 cm en automne, et par un minimum de 30 cm en hiver et au printemps. Pour les populations de rive, les classes modales sont indiscernables et la moyenne est sensiblement toujours égale ou inférieure à 10 centimètres. Le développement du stipe semble donc affecté par les conditions moins favorables offertes à l'espèce dans les niveaux élevés.

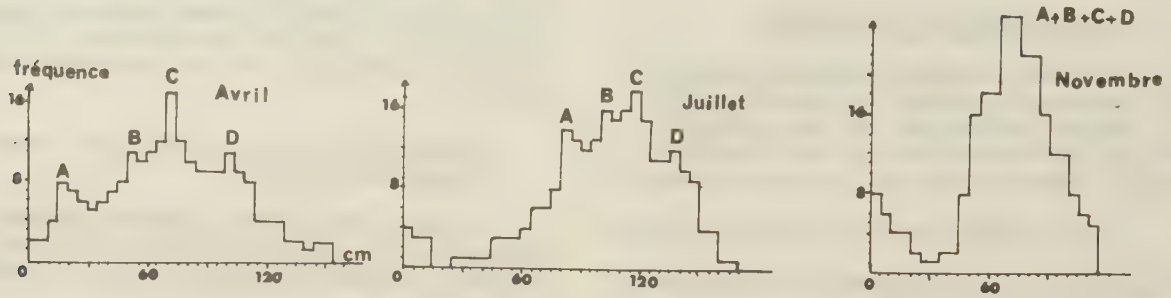
En ce qui concerne le diamètre du stipe, on retrouve dans les histogrammes, 4 classes modales correspondant à 4 groupes d'algues d'âges différents. La moyenne du diamètre est maximale avec 11,3 mm en octobre-novembre, et minimale en mars (6,5 mm) pour des populations de profondeur.

- Composition de la population en fonction du poids des thalles

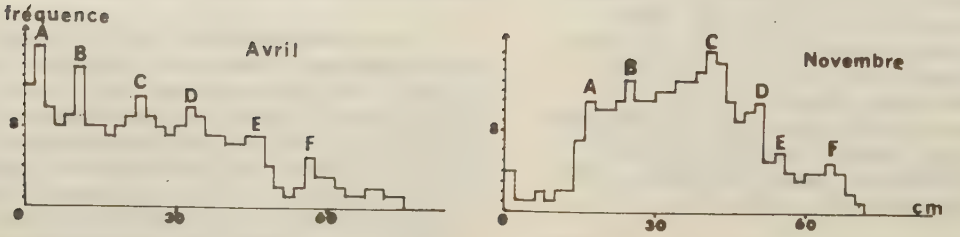
En ce qui concerne la lame, pour une population de profondeur, Pérez (1969) a établi des histogrammes sur lesquels il apparaît 4 classes modales, résultat en accord avec ceux relatifs à la longueur de la lame, et qui confirme l'existence de trois générations (Fig. 11C). L'étude des histogrammes établis à différentes époques de l'année montre un déplacement de leurs sommets dans le même sens que celui constaté dans l'étude relative aux dimensions de la lame.

La moyenne des poids des lames est maximale en été, avec 217 g, et minimale en hiver, avec 148 grammes.

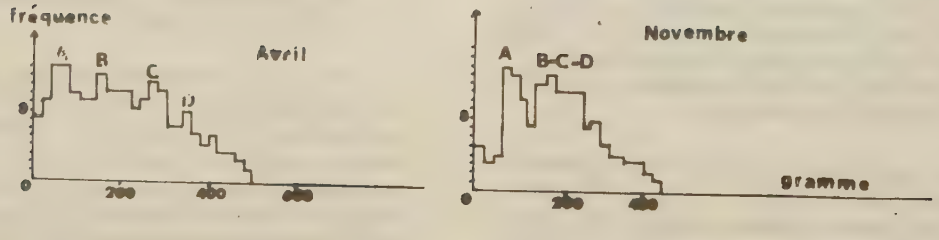
Pour des populations de rive correspondantes, Cosson (1967) a obtenu des résultats analogues pour les histogrammes. Par contre, les poids moyens sont sensiblement plus faibles tout au long de l'année.



- A -



- B -



- C -

Fig. 11 Histogrammes montrant la physionomie d'une population de profondeur de Laminaria digitata (d'après Pérez, 1969)

A. Histogrammes relatifs à la longueur de la lame

B. Histogrammes relatifs à la longueur du stipe

C. Histogrammes relatifs au poids de la lame

Pour le poids du stipe, l'étude des populations de rive et de profondeur montre une évolution comparable, caractérisée par un maximum en été, et un minimum en hiver, sans que l'écart entre ces deux valeurs soit important (respectivement 33 g et 29 g pour des stipes prélevés en profondeur). Conformément à ce que laissait prévoir l'étude des dimensions, les poids des stipes d'algues de rive sont toujours nettement inférieurs à ceux d'algues de profondeur.

Kirejeva et Schapova (1938), en étudiant les variations du rapport du poids de la lame au poids du thalle, ont montré de même que celui-ci passe pas un minimum en mars et par un maximum en été (mars = 0,5; août = 0,85). Ces auteurs constatent à cette occasion un parallélisme de leurs résultats avec les variations du taux d'assimilation de l'algue établies par Tikovskaia (1940), pour des algues nordiques (mer de Barents).

4.2 Densité des populations

Quelques données résultent de mesures effectuées par Pérez (1971), sur des populations de profondeur des côtes du Calvados, en comptant le nombre d'individus par unité de surface. On constate l'existence de deux maximums, l'un en mars (40 individus/m^2), l'autre en novembre (31 par m^2), et l'existence d'un minimum en septembre (17 par m^2). Au moment où les densités sont maximales, on note une proportion importante de thalles jeunes ayant 10 à 40 cm, et qui peuvent représenter 40 pour cent du total. Ces données convergent avec les observations de Drach (1949) qui donne une moyenne de 20 à 25 thalles par m^2 dans des populations bretonnes situées vers 3 m de profondeur.

Pérez (1971) souligne que les variations des densités de populations de rive sont identiques à celles de populations profondes, mais que les valeurs de cette densité pour les populations de haut niveau sont supérieures à celles de populations de niveau inférieur pendant la période allant de novembre à avril, tandis que de mai à septembre, ce sont les valeurs des densités des populations de bas niveau qui sont supérieures à celles des populations de rive. Cet auteur, se référant aux résultats de ses propres expériences selon lesquelles des intensités d'éclairement de 2 000 lux favorisent la production des gamétocystes femelles, donc des sporophytes sur les prothalles, explique de la façon suivante les résultats ci-dessus: de novembre à avril, l'éclairement insuffisant à une certaine profondeur réduirait la fertilité des prothalles femelles tandis que de mai à septembre, il dépasserait en surface le seuil favorable à cette fertilité.

Dans des populations de même profondeur situées dans le Nord-Finistère, la densité moyenne (47 individus par m^2) relevée par Pérez (1971), est supérieure à celle des populations du Calvados. Cette différence en faveur des côtes bretonnes peut être imputée à différents facteurs, parmi lesquels la différence de texture du substrat ainsi que sa nature granitique et non plus calcaire, peuvent être des plus importants.

Une valeur beaucoup plus élevée de 16 ± 2,2 kg/m^2 est donnée par Mann (1972a) pour la biomasse mesurée dans la zone de Nouvelle Ecosse où L. digitata est en mélange avec L. longicruris. Cet auteur souligne que le stipe représente seulement 5,2 pour cent de cette biomasse pour des algues de haut niveau, tandis qu'il en représente 21 pour cent pour les thalles de profondeur.

Des valeurs comparables de la biomasse (2 à 38 kg/m^2) ont été obtenues par Baardseth (1954) pour des populations de la côte norvégienne.

4.3 Longévité des thalles

- Durée de vie des individus

Des durées de vie assez différentes ont été données par les auteurs: Le Jolis (1855): 2 ans; Sauvageau (1915), Hamel (1931-39), Fritsch (1945): 3 ans; Freundler et al. (1925): 4 ans; Cosson (1967): 4 ans au minimum; Hallsson (1964): 6 ans. Pérez, en 1970, a repris la question, d'une part en utilisant les résultats biométriques, d'autre part en procédant à des marquages de thalles qui ont été suivis jusqu'à leur disparition.

Comme on l'a vu, l'étude des histogrammes, en mettant en évidence quatre sommets, permet d'envisager une durée de vie minimale de 4 ans. Mais ne faisant intervenir que des thalles de longueur supérieure à 30 cm, Pérez (1970) a cherché à définir la durée nécessaire au thalle pour atteindre cette dimension à partir du zygote. Cette durée a pu être déterminée dans des conditions aussi proches que possible de l'état naturel, en transportant des lames de verre porteuses de spores en germination dans une localité du Calvados où se développe normalement une population de laminaires.

Les thalles de 30 cm ont été obtenus à partir de ces germinations en 15 mois. Si l'on considère que la durée de vie d'un tel organisme doit être évaluée à partir de la germination du zygote, il faut tenir compte dans la précédente durée, du temps de développement des prothalles et, éventuellement, du temps de latence du zygote. Dans les conditions expérimentales dans lesquelles a opéré Pérez (1970), cette dernière durée est de deux mois et demi. Si l'on admet qu'elle est sensiblement identique dans le milieu naturel, c'est donc une durée de douze mois environ qui est nécessaire au jeune thalle pour atteindre 30 centimètres. Dès lors, cette étude conclut à une durée de vie totale (définie de la germination du zygote à la mort) de 5 ans.

La méthode des marquages de thalles de 30 cm a permis de même de suivre certains thalles pendant quatre années entières, donc d'évaluer leur durée de vie à 5 ans. Cette longévité de 5 ans qui peut, éventuellement, aller à 6 ans pour quelques thalles, n'est toutefois atteinte que par une faible proportion de la population étudiée: 5 pour cent des thalles environ.

- Prédateurs

Dans le cas de Laminaria digitata, il n'y a pas de prédateurs qui aient un effet de destruction des populations. Le seul gastéropode causant des dommages au stipe est le Patellidé Helcion pellucidus L.

4.4 Quantités totales

La biomasse a été évaluée par Grenager et Baardseth (1966) dans la zone littorale de la côte norvégienne. La masse au m^2 augmente avec le degré d'exposition du secteur géographique côtier considéré: en région abritée, la valeur obtenue est de 50 g/m^2; elle s'élève en zone moyennement battue à 400 à 600 g/m^2, et à 900 g à 3 500 g/m^2 en zone battue.

Ces auteurs font état de tonnages allant de 5,5 tonnes à 22 tonnes de laminaires pour des surfaces terrestres (terres émergées et immergées) contenues dans des carrés dont le côté avait été arbitrairement fixé à 463 mètres (1/4 mille marin).

Audouin et Pérez (1970) évaluent à 100 000 t la quantité de tissus frais de Laminaria digitata disponibles dans les 17 km^2 qu'ils ont étudiés dans La Manche orientale. La densité des thalles est d'environ 25 au m^2 en Normandie contre 45 en Bretagne. Deux maximums apparaissent chaque année en février-mars et en novembre-décembre, l'amplitude des variations étant plus marquée sur les côtes normandes que sur les rives bretonnes.

Les valeurs les plus élevées du poids de la lame sont obtenues en juin-juillet. Le poids moyen annuel des lames est de 300 g en Bretagne, 210 à 220 g en Normandie.

4.5 Espèces compagnes - Epiphytes - Endophytes

Le tableau III indique les espèces qui peuvent être présentes avec Laminaria digitata. Il est tiré des relevées de Sundene (1953), pour des localités de Norvège, et de ceux de den Hartog (1959), dans la mer du Nord, où cet auteur définit le Laminarietum digitata saccharinae.

Mann (1972) signale, pour la Nouvelle Ecosse, l'existence d'une zone située entre 3 et 13 m au-dessous du niveau moyen de la mer, dans laquelle L. digitata est en mélange avec Laminaria longicruris de la Pylaie.

- Les Epiphytes

Certaines espèces citées par les auteurs précédents accompagnent Laminaria digitata, comme étant épiphytes de cette algue: Myrionema corunnae, Ectocarpus confervoïdes,...

Les espèces que l'on peut considérer comme les épiphytes les plus fréquents sont les suivantes d'après Tokida (1960):

Ectocarpus confervoïdes f. typica et f. pygmaea
Ectocarpus draparnaldioïdes
Ectocarpus fasciculatus
Ectocarpus penicillatus
Ectocarpus siliculosus
Laminariocolax tomentosoïdes
Sphacelaria caespitula
Chaetopteris plumosa
Leptonema fasciculatum
Hecatonema diffusum
Hecatonema terminale
Myrionema corunnae
Myrionema fecundum
Asperococcus echinatus
Litosiphon filiformis
Desmarestia viridis
Porphyra miniata
Rhodochorton rothii
Euthora cristata
Epilithon membranaceum
Melobesia limitata
Rhodymenia palmata
Ptilota plumosa
Polysiphonia elongata
Polysiphonia sp.
Ceramium sp.

- Les Endophytes

D'après Tokida (1960), les espèces suivantes sont endophytes de la lame ou du stipe:

(a) Endophyte de la lame: Entonema maculans;
(b) Endophyte du stipe: Streblonema deformans (responsable d'une torsion caractéristique du stipe);
Myrionema alariae,
Acrochaetium laminariae
(semi-endophyte).

Tableau III

Espèces qui peuvent être présentes avec Laminaria digitata, d'après des relevées de Sundene (1953), pour les localités de Norvège et de den Hartog (1959) dans la mer du Nord

Espèces compagnes	Sundene		Den Hartog
	côte exposée	côte abritée	
Chaetomorpha melagonium	+	+	+
Ulva lactuca		+	+
Enteromorpha sp.		+	
Cladophora sp.	+	+	+
Bryopsis plumosa		+	
Codium dichotomum	+	+	
Pylaiella litoralis		+	
Ectocarpus sp.	+	+	+
Sphacelaria sp.	+	+	
Chaetopteris plumosa		+	
Chordaria flagelliformis	+		
Myrionema corunnae			+
Desmarestia sp.	+	+	+
Chorda filum			+
Laminaria hyperborea	+		+
Fucus serratus	+	+	+
Halidrys siliquosa	+	+	
Rhodocorton sp.		+	+
Trailliella intricata	+	+	
Corallina officinalis	+		+
Lithothamnion sp.	+	+	+
Hildenbrandtia prototypus			+
Cystoclonium purpureum	+	+	+
Furcellaria fastigiata	+	+	
Ahnfeltia plicata	+	+	+
Polyides rotondus			+
Chondrus crispus	+	+	+
Gymnogongrus norvegicus			+
Phyllophora sp.	+	+	+
Rhodymenia palmata			+
Gigartina stellata			+
Griffithsia flosculosa			+
Ceramium sp.	+	+	+
Callithamnion sp.	+	+	
Spermothamnion repens	+		
Plocamium coccineum			+
Plumaria elegans	+		
Membranoptera alata	+		
Delesseria sanguinea		+	
Polysiphonia sp.	+	+	+
Rhodomela sp.	+	+	+

5 LA RECOLTE

5.1 Méthodes de récolte: (Mackenzie 1947, Aberdein 1968, Pérez 1968a)

Les méthodes suivantes sont utilisées:

1. Récolte d'épaves.

2. Récolte des algues à marée basse par coupe au niveau des stipes.

3. Récolte de thalles en place en profondeur:

(a) par arrachage au moyen d'un appareil placé a bord d'un bateau. Cet appareil composé d'une longue tige métallique pourvue d'un bras semi-circulaire à son extrémité, est animé d'un mouvement de rotation qui a pour effet d'enchevêtrer les thalles et de les arracher en constituant des bottes qui sont remontées lorsque leur volume est suffisant.

(b) par coupe: elle peut être faite:

- grâce à un appareil placé à bord d'un bateau et constitué par une faux à long manche à laquelle on imprime un léger mouvement de rotation pendant l'avance du bateau. Les thalles sont remontés par un système aspirateur;

- grâce à des plongeurs sous-marins qui effectuent la coupe des stipes. La remontée des thalles est faite aussi par le mécanisme aspirateur placé à bord d'un bateau.

- Séchage et stockage des algues

- Séchage thermique

La méthode la plus ancienne et toujours pratiquée consiste à étaler les récoltes sur la dune, mais il faut protéger les algues de l'eau de pluie. Cette méthode qui demande une manutention importante a, en outre, l'inconvénient de devoir être limitée à la période de l'année présentant un ensoleillement suffisant.

Pour ces raisons, des méthodes artificielles sont utilisées. (Gardner et Mitchell, 1953, 1956; Booth, 1956; Kanwischer, 1957). Elles consistent toujours à placer les algues dans des enceintes chauffées et ventilées. Une discussion des résultats comparés obtenus par différents dispositifs en usage, a été donnée par Pérez (1968). Une intéressante variante de cette méthode générale est utilisée en Norvège. Elle consiste à chauffer des thalles à température élevée pendant un temps très bref ("flash drying"). D'après Pérez, ce traitement efficace a cependant l'inconvénient de diminuer la viscosité de l'alginate extrait ultérieurement des thalles. Cet inconvénient existe d'ailleurs à des degrés divers avec toutes les méthodes de séchage thermique.

- Conservation par les bactéricides

Les algues fraîches sont maintenues dans des solutions de divers produits comme le métabisulfite, le trichlorophénol, le pentachlorophénol (Black, 1955a), l'eau de mer formolée à 5 pour cent et sursalée à 55 pour mille. Elles peuvent aussi être maintenues dans des atmosphères renfermant de l'anhydride sulfureux. Ces méthodes ont l'avantage de ne pas modifier la viscosité de l'alginate.

- Conservation en milieu anaérobie

Black (1955a) a préconisé un ensilage des algues dans une enceinte close où sont créées des conditions d'anaérobiose telles qu'une fermentation se développe, abaisse le pH, et de ce fait empêche sa poursuite.

5.2 Période de récolte

Elle est limitée par la réglementation en vigueur dans le pays considéré. En France, par exemple, les textes en vigueur autorisent deux coupes à partir du 1er avril.

5.3 Zone de récolte et profondeurs

Les Laminaires sont récoltées à la main dans la zone littorale qui découvre aux basses mers de vive eau, mais la plus grande partie des récoltes provient des champs de Laminaria digitata de la zone infralittorale pouvant s'étendre jusqu'à 10 mètres de profondeur et qui sont exploitées par les méthodes décrites ci-dessus (cf. 5.1).

5.4 Repeuplement

Pérez (1969a) a effectué des observations sur des aires exploitées par les méthodes de coupe du stipe ou d'arrachage, et en a comparé l'évolution et le rendement avec des aires voisines non exploitées. Il est arrivé à la conclusion qu'au bout de 18 à 20 mois, les densités de peuplement des aires exploitées par l'une ou l'autre de ces méthodes sont redevenues identiques à celles des aires témoins, mais le poids au m^2 y est inférieur. Ainsi, pour des populations bretonnes ayant subi l'exploitation, le poids est évalué à 11 kg/m^2 au bout de 18 mois, au lieu de 15 kg/m^2 pour les populations témoins.

Le graphique de la Figure 12 relatif à l'évolution de la densité des thalles résume les deux résultats suivants:

- identité de l'évolution des densités que l'exploitation ait eu lieu par coupe ou par arrachage;

- obtention de densités peu différentes dans les aires exploitées et dans les populations témoins au bout de 18 à 20 mois.

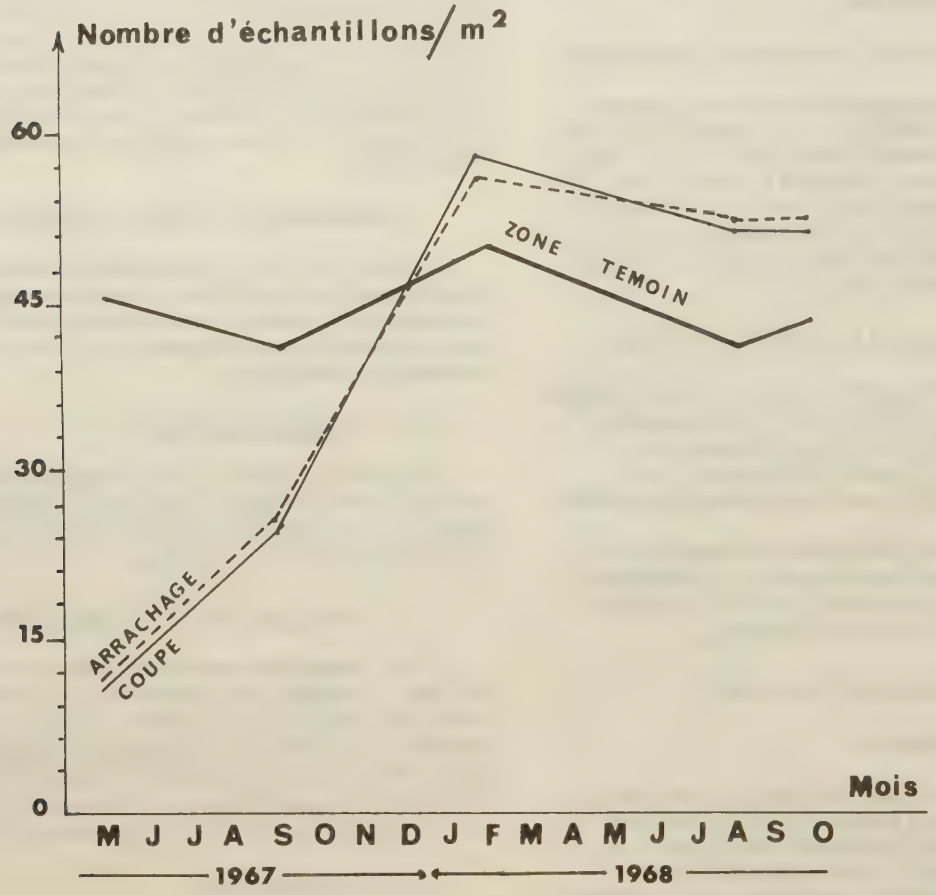


Fig. 12 Evolution des densités de repeuplement d'aires préalablement exploitées (d'après Pérez, 1969a)

6 PROTECTION ET AMENAGEMENT

6.1 Règlements officiels

La législation varie avec le pays considéré.

Pour la France, les règlements distinguent les cas suivants:

algues de rive;
algues de profondeur;
algues en épaves.

- Premier cas: algues de rive

Les laminaires de rive ne peuvent être exploitées que pour des usages industriels. L'exploitation peut être faite chaque année à deux reprises à partir du 1er avril, les époques étant fixées en chaque lieu par arrêté municipal. L'arrachage est interdit; la coupe n'est autorisée que le jour.

- Deuxième cas: laminaires de profondeur

L'arrachage est interdit; la coupe par des moyens mécaniques ou avec l'intervention de plongeurs n'est possible qu'avec une autorisation délivrée par le directeur de l'inscription maritime du lieu considéré. Des arrêtés ministériels peuvent limiter les époques de récolte dans une région donnée.

- Troisième cas: algues en épaves

Pour les épaves, le ramassage est en principe libre; il peut être limité localement par des arrêtés municipaux.

6.3 Contrôle des caractéristiques biologiques

En dehors des règlements nationaux qui ont pour objet l'exploitation de Laminaria digitata, il n'existe pas, à l'heure actuelle, de pratiques de culture artificielle ni d'aménagements particuliers du milieu marin propres à favoriser le développement de cette algue.

7 COMPOSITION CHIMIQUE

Des renseignements d'ordre général concernant la biochimie des algues se trouvent réunis dans l'ouvrage de Lewin (1962). Nous donnerons ci-après quelques résultats particuliers pris chez différents auteurs pour Laminaria digitata.

7.1 Teneur en eau

D'après Wille (1897), la teneur en eau du thalle serait de 78 pour cent du poids frais. D'après Vinogradov (1953), cette teneur serait de 73 à 85 pour cent du poids frais pour la lame. D'après Freundler et al. (1925), la teneur en eau ne varie pas beaucoup dans le stipe (83 à 86 pour cent); par contre, dans la fronde, la teneur en eau passe de 85 pour cent au printemps, à 73-74 pour cent en automne.

D'autres auteurs se sont attachés à exprimer la teneur en matière sèche et à en rechercher les variations. D'après Ricard (1930), le teneur en matière sèche pesée à 110°C est de 26 pour cent (en % de matière fraîche). D'après Black (1948) les variations des poids de matière sèche en fonction de l'époque de récolte des thalles sont exprimées par les courbes de la Fig. 13A pour différentes parties des thalles.

7.2 Substances minérales

- Teneur globale en substances minérales

Ricard (1931) indique une valeur globale en cendres égale à 12 pour cent de la matière sèche.

Les résultats donnés par les différents auteurs sont mentionnés dans le tableau IV.

- Teneur en azote et en carbone

Citharel et Villeret (1964) ont donné, pour les différentes formes d'azote analysées sur des algues de Bretagne récoltées en été, des valeurs rassemblées dans le tableau V.

Tableau IV

Teneur globale en substances minérales de Laminaria digitata
(pourcentages rapportés au poids de matière sèche)

Mois	Black (1948)		Haug et Jensen (1956)		Primo (1956)
	côte exposée	côte abritée	N. de la côte norvégienne	S. de la côte norvégienne	côte espagnole
Janvier	39	40,5	31	30	
Février	42	40	32,5	32,5	33 à 38
Mars	42,5	38	33	34	
Avril	39,5	35	34	36	
Mai	34	28	35	37,5	
Juin	31	19	31	26	
Juillet	19	25	27	23	27
Août	34	29	26	28	
Septembre	35	22	21	23	
Octobre	25	19	25	23	
Novembre	29	25,5	29	26	
Décembre	32	38,5	30	31	

Tableau V

Valeurs (en mg% de matière sèche) des différentes formes d'azote analysées sur les algues de Bretagne récoltées en été (d'après Citharel et Villeret, 1964)

Azote total	Azote soluble	Azote protéique	Azote soluble / Azote total	Azote nitrique	Azote ammoniacal	Azote nitreux
1,03	0,37	0,66	0,35	0,005	0,005	$5,5 \times 10^{-4}$

Tableau VI

Teneur en chlorures des thalles de Laminaria digitata analysés entre les mois d'avril et d'octobre

1964	Teneur en chlorures exprimée en % de matière sèche	1965	Teneur en chlorures exprimée en % de matière sèche
-	-	Avril	19,4
Mai	23,7	Mai	22,4
Juin	19,6	Juin	18,4
Juillet	14,6	Juillet	16,9
Août	16,7	Août	11,8
Septembre	14,9	Septembre	15,4
Octobre	14,1	Octobre	11,6

Larsen et Jensen (1957) ont précisé les variations des teneurs en nitrates au cours de l'année sur des thalles provenant de deux stations situées l'une au nord, l'autre au sud de la Norvège. Ces variations sont exprimées par la courbe de la Fig. 13B.

D'après Mann (1972), la teneur en carbone de L. digitata de Nouvelle Ecosse représente environ 30 pour cent du poids sec, ce qui correspond à une valeur calorifique de 3 Kcal/g de poids sec. Pour ce même auteur, le rapport $\frac{C}{N}$ est de 19,4 en août et de 27,2 en décembre.

- Teneur en chlorure

D'après Caraes (1969), les chlorures représentent 50 pour cent du poids total des éléments minéraux. Les résultats obtenus sur des thalles analysés entre les mois d'avril et d'octobre figurent au tableau VI.

- Teneur en cations monovalents et divalents

Les résultats les plus récents et les plus précis sont donnés par Floc'h et Penot (1970). Ils indiquent les teneurs en K^+, Na^+, Mg^{++} et Ca^{++} pour une époque donnée à différents niveaux d'un même thalle. Les résultats sont rassemblés dans le tableau VII établi sur des lots de tissus provenant, pour chaque dosage, de quatre thalles.

Tableau VII

Teneurs en cations monovalents et divalents de Laminaria digitata exprimées en milliéquivalents par g de matière sèche (d'après Floc'h et Penot, 1970)

Niveau des prélèvements	K^+	Na^+	Mg^{++}	Ca^{++}
- crampon	2,72	0,86	0,52	0,52
- base du stipe	2,29	1,32	0,66	0,62
- milieu du stipe	3,84	1,63	0,58	0,52
- sommet du stipe	1,36	2,22	0,78	0,46
- base de la lame	1,71	2,01	0,70	0,38
- milieu de la lame	2,16	1,98	0,72	0,48
- sommet de la lame	2,61	1,95	0,72	0,58

- Teneur en halogènes

D'après Black (1948, 1954), l'iode représenterait 1 pour cent du poids sec du thalle. D'après Vinogradov (1953), la teneur en iode varie de 0,1 à 1,7 pour cent de matière sèche. Freundler (1921) a donné une teneur moyenne en iode de 0,7 pour cent. Il a étudié les variations de cet élément au cours de l'année, ce qui l'a conduit à trouver un maximum de 1,05 pour cent en été, et un minimum de 0,5 pour cent en hiver.

Vinogradov (1953) a évalué la teneur moyenne en brome à 0,138 pour cent du poids de matière sèche.

- Teneur en oligo-éléments

Primo (1956) a dosé le zinc et le cuivre chez Laminaria digitata. Les valeurs indiquées par cet auteur figurent au tableau VIII.

Tableau VIII

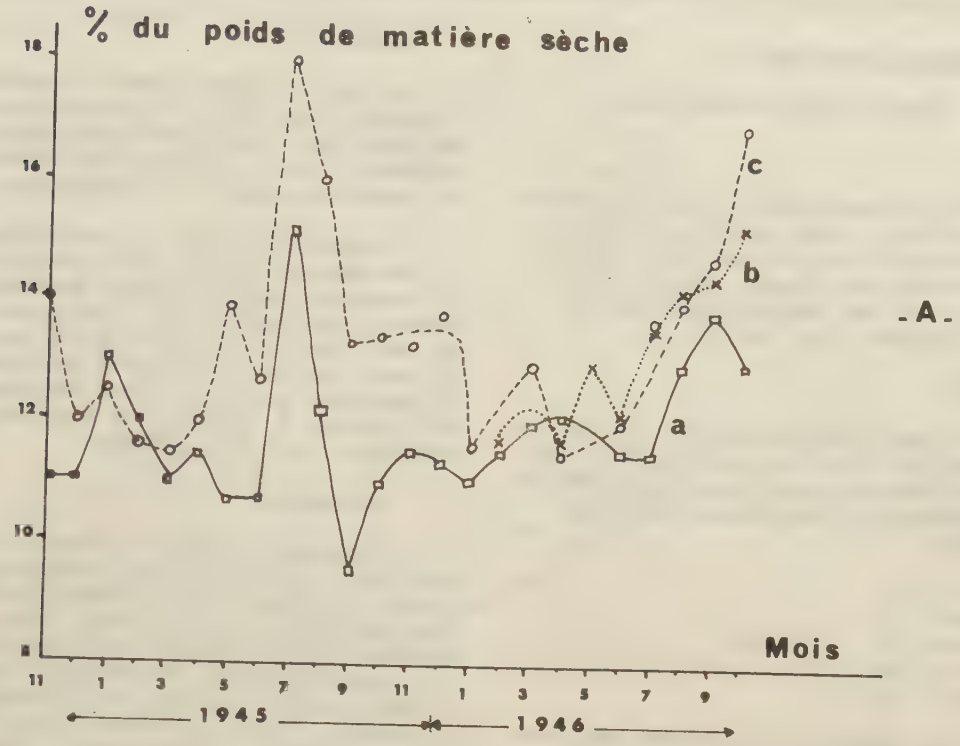
Teneurs en zinc et en cuivre de Laminaria digitata, exprimées en ppm (d'après Primo, 1956)

zinc		cuivre	
Mars-Juin	Décembre	Janvier	Avril
105 à 108	210	21	9

Vinogradov (1953) a indiqué une teneur en arsenic variant de 0,05 à 5,55 mg pour 100 g de poids sec.

Pour Bryan (1969), les valeurs moyennes sont les suivantes:

- zinc : 5,4 µg/g de poids sec
- cuivre : 1,6 " " " "
- manganèse: 0,33 " " " "



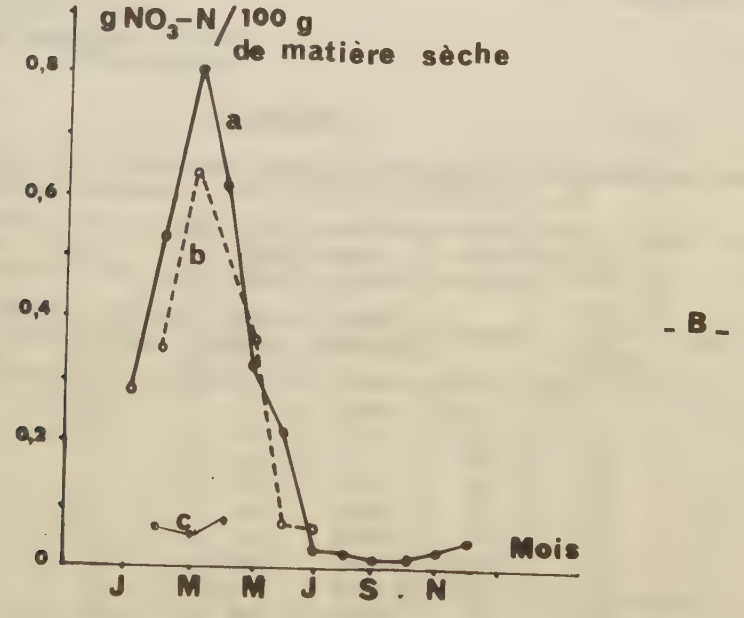


Fig. 13 A. Variations saisonnières de la quantité de matière sèche chez Laminaria digitata (d'après Black, 1948)
a: pour le stipe; b: pour le thalle entier; c: pour la lame

B. Variations saisonnières de la teneur en nitrates de Laminaria digitata pour l'année 1952 (tiré de Larsen et Jensen, 1957):
a: dans la lame d'algues récoltées à Espevoer; b: dans la lame d'algues récoltées à Reine; c: dans le stipe d'algues récoltées à Espevoer

7.3 Substances organiques

7.31 Teneur en différents glucides

Cellulose

Pour Naylor et Russel-Wells (1934), la teneur en cellulose est de 3,7 pour cent du poids sec. Black (1950b) donne des variations de la teneur en cellulose au cours de l'année dans le stipe et dans la lame pour des thalles provenant de deux types de stations (Fig. 14A).

Fucoïdine

Il s'agit d'une substance extraite du mucilage et dont Quillet (1960) a montré qu'elle est un mélange de différents oses dans les proportions suivantes exprimées en % du mélange obtenu par hydrolyse acide:

- Fucose : 57
- Arabinose: 14
- Galactose: 10
- Xylose : 10
- Mannose : 9

La teneur en fucose a été précisée par Black et al. (1950) et Black (1954a). En outre, Quillet (1954) a précisé que du fructose est présent dans le mucilage.

Mannitol

On doit à Black, Dewar et Woodward (1951) l'exposé d'une méthode d'extraction du mannitol. Les résultats donnés par différents auteurs sont regroupés dans le tableau X qui donne les teneurs en mannitol exprimées en pourcentage de poids sec.

D'après Black (1950), contrairement à ce qui a lieu pour les autres constituants chimiques, la teneur en mannitol paraît sensiblement influencée par la profondeur. C'est ainsi que pour la lame, la teneur en % du poids sec passe de 23 pour cent pour les algues récoltées à 2 m à 27 pour cent pour les algues récoltées à 8 m, et s'abaisse à 13 pour cent pour les thalles récoltés à 14 m de profondeur.

Laminarine

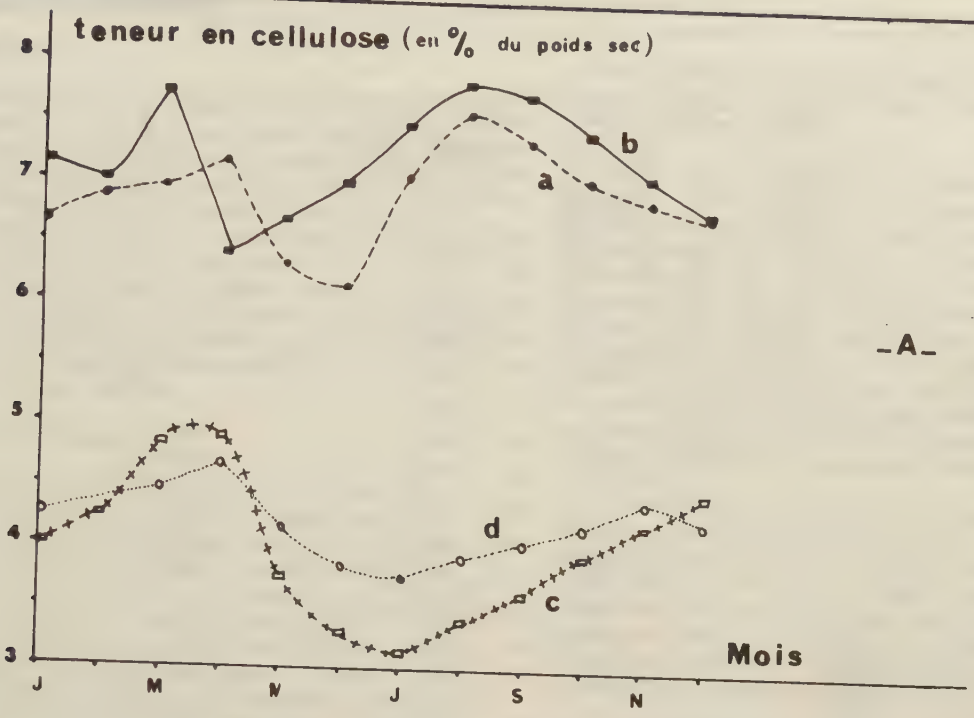
Plusieurs auteurs ont étudié les propriétés générales de la laminarine: Gruzewska (1920), Collin et Ricard (1930), Black (1948), Black et al. (1951), Black et Dewar (1954), Black, Dewar et Woodward (1953), Percival et Ross (1951), Percival et MacDowell (1967), Frieländer, Cook et Martin (1954), Haug et Jensen (1956), Chesters, Turner et Apinis (1956), Anderson et al. (1958), Meeuse (in Lewin 1962), Dillon (1964), Fleming, Hirst et Manners (1966).

Les résultats concernant la teneur en laminarine de Laminaria digitata sont regroupés dans le tableau IX.

Tableau IX

Teneur en laminarine de Laminaria digitata exprimée en pour cent de matière sèche (st. = thalles stériles; fert. = thalles fertiles)

Mois	Ricard (1930)		Black (1948)		Haug et Jensen (1956)	
	état des thalles	teneur	côte abritée	côte exposée	Nord de la côte norvégienne	Sud de la côte norvégienne
J	-	-	0-2	0	2-2,5	4-5
F	st.	0	0	0	1-2	3,5
M	st.	0	0	0	1	2
A	st.	0	0-3	0	0	1
M	st.	0	5-6	0-2	1,5	1
J	st.	0	12-14	3-6	4	2
J	st.	traces	11-25	8-25	10	12
A	fert.	42,3	6,5-24	2-10	11	5
S	fert.	27	13-15,5	2,5-8	18	10
Fin S	fert.	11	-	-	-	-
O	fert.	18,7	24	6	12,5	13
N	fert.	4,7à1,7	16	0-7	7	11
D	st.	0	8	0-3	4,5	7



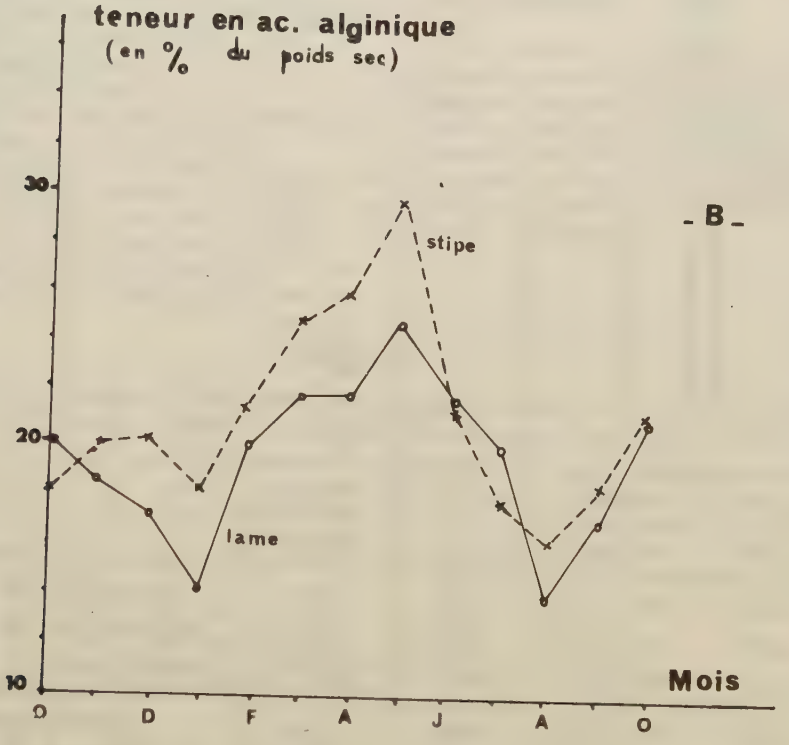


Fig. 14 A. Variations saisonnières de la teneur en cellulose de Laminaria digitata (d'après Black, 1950b)
- dans le stipe d'algues récoltées: a: sur une côte exposée
  b: sur une côte abritée
- dans la lame d'algues récoltées: c: sur une côte abritée
  d: sur une côte exposée

B. Variations saisonnières de la teneur en acide alginique (d'après Pérez, 1967)

Tableau X

Teneur en mannitol de Laminaria digitata
(st. = thalles stériles; fert. = thalles fertiles)

auteur	époque de récolte	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Ricard (1930)	état des thalles		st.	st.	st.	st.	st.	st.	fert.	fert.	fert.	fert.	st.
	teneur	-	6,5	10,5	9,5	27	28,9	20,2	16,2	17,6	19,2	10,3	14,2
Black (1948)	côte abritée	4 à 5	4,5 à 6	6,5 à 9	13,5 à 15	21,5 à 22,5	23,5 à 27	20 à 21	19 à 20	20 à 22	18 à 19	15,5	3 à 7
	côte exposée	6,5à9	6 à 7	5,5 à 6,5	8,5 à 9,5	17 à 19	20 à 24	19 à 26	17 à 27	8 à 25	21 à 26	13	9
Haug et Jensen (1956)	Nord de la côte norvégienne	6 à 10	4 à 6,5	4	4	5	10	11	16	15	16,5	14	9 à 11
	Sud de la côte norvégienne	4 à 6	3,5 à 7	4	6	4	9	15	15	16,5	13	12,5	9
Caraes (1969)	côtes de Bretagne	-	-	-	10,2	9,4 à 13,8	17,2 à 17,7	18,4 à 19	16,8 à 19,5	15,4 à 17,5	12,6 à 14,3	-	-

Remarque:

Les résultats ci-dessus concernant les divers constituants qui ont été analysés chez Laminaria digitata résultent de moyenne généralement effectuées par les auteurs à partir de teneurs obtenues pour un certain nombre d'échantillons prélevés dans une population à un moment donné de l'année. Contrairement à ce qui a été fait pour l'acide alginique, aucun auteur n'a tenu compte de l'âge des thalles analysés. Ce facteur intrinsèque est toutefois susceptible de jouer un rôle important dans les variations de la composition chimique quantitative des thalles.

Acide alginique

Depuis Stanford (1883), qui le premier a mis en évidence la présence d'algine dans des algues marines, de nombreuses publications en ont précisé la structure: Atbury (1945); Baardseth (1966); Bird et Haas (1931); Chanda et al. (1952); Drummond, Hirst et Percival (1958, 1962); Fischer et Dorfel (1955); Frei et Preston (1962); Haug (1959, 1960, 1964); Haug et Larsen (1962, 1963, 1964, 1966); Haug, Larsen et Baardseth (1969); Haug et al. (1967); Hirst, Percival et Wold (1963); Hirst et Rees (1965); Hoffman et Andersen (1955); Jensen (1956a); Massoni (1960); Schweiger (1964); Vincent, Goring et Gordon (1955), les propriétés physicochimiques: Black, Cornhill et Dewar (1952); Donnan et Rose (1950); Haug et Smidsrød (1962, 1967); Haug, Larsen et Smidsrød (1963); MacCready, Swenson et MacLay (1958); Steward et Lucas (1940); Triffitt (1968); Vincent, Goring et Gordon (1955a), les méthodes d'extraction et l'évaluation quantitatives: Andersen (1956); Barry et Dillon (1936); Bashford, Thomas et Woodward (1950); Cameron, Ross et Percival (1938); Jensen et Sunde (1956); Kajina (1956); Larsen et Haug (1961); Percival et Ross (1948); Pérez (1970a, 1971); Schulzen (1964); Villegas (1966); Vincent (1956).

En ce qui concerne plus précisément Laminaria digitata, divers auteurs ont fourni des résultats globaux pour la teneur en acide alginique à différentes époques de l'année. Ils se résument dans le tableau XII qui exprime les teneurs en acide alginique par rapport au poids sec. D'après ce tableau, la teneur en acide alginique passe par un maximum au printemps, par un minimum en fin d'été et, en valeur absolue, les algues de Norvège ont une teneur nettement plus importante que celles des autres régions (résultats peut-être imputables à des protocoles d'analyse différents).

Une étude plus complète et plus systématique relative à l'acide alginique a été faite par Black (1950), Jensen et Haug (1956) et surtout par Pérez (1967, 1970a, 1971), qui a montré que différents paramètres ont une influence sur la teneur des tissus en cette substance. Ces paramètres sont: le niveau des tissus analysés, l'état de fertilité ou de stérilité des tissus, enfin l'âge des thalles.

(i) Variations avec le niveau des tissus et leur état stérile ou fertile:

L'existence de variations non négligeables avec ces deux facteurs ont conduit Pérez (1967) à préconiser pour une lame donnée, l'analyse de lanières verticales allant du sommet du stipe à l'extrémité de la fronde. C'est par l'analyse de tissus ainsi choisis qu'il a étudié l'influence de l'âge des thalles sur la teneur en acide alginique (tableau XI).

Tableau XI

Variations de la teneur en acide alginique avec le niveau des tissus et leur état stérile ou fertile (d'après Pérez, 1967) (Teneur exprimée en pourcentage du poids sec dans les deux tableaux)

Mois		Novembre	Novembre	Décembre	Décembre
Algue		fertile	stérile	fertile	stérile
Lame	zone terminale	10,11	16,40	8,26	13,64
	zone subterminale	17,86	17,12	13,50	14,33
	zone de croissance	33,10	32,57	36,87	35,68
Stipe	zone apicale	32,16	32,23	25,12	24,03
	zone moyenne	19,35	18,11	17,03	17,27
	zone basale	13,40	14,12	8,92	10,20

Mois	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août
Lame stérile	20,2	18,1	17,3	14,2	20,1	21,8	21,6	26,1	22	20	14
Lame fertile	15,9	14,1	14,3	11,6	17,6	18	18,6	20,1	20,1	17	12

Tableau XII

Teneur en acide alginique de Laminaria digitata
(st. = thalles stériles; fert. = thalles fertiles)

auteur \ époque de récolte		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Ricard (1930)	état des thalles	-	st.	st.	st.	st.	st.	st.	fert.	fert.	fert.	fert.	st.
	teneur	-	21,8	15,8	23	17,7	21,2	24	16	22,8	23,3 à 28,9	23,6	20,9
Black (1948)	côte exposée	25,5	25-26	23-25	23-25	20-21	20-21	17-19	18-20	21-27	23-25	27	27
Haug et Jensen (1956)	Nord de la côte norvégienne	39-40	41-42	42,5	41	38,5	41	41	36,5	37	35	35 à 37,5	35 à 38
	Sud de la côte norvégienne	39-40	38	38,5	34	35	37,5	31	35	31	32	31	33
Primo (1956)	Espagne			27	27						16		
Pérès (1967)	France	14	20	22	22	25	22	20	14	17	20	18	17

La teneur en acide alginique varie suivant que l'on s'adresse au stipe ou à la lame (Fig. 14B).

(ii) Variations avec l'âge des thalles

La Fig. 15A montre que la teneur globale décroît avec l'âge.

(iii) Variations avec le biotope

Pérez (1971) a recherché l'influence du biotope sur des thalles de même âge (3 ans) stériles, pris en différents points des côtes de La Manche, à différentes profondeurs. Les résultats s'expriment dans les courbes de la Fig. 15B. Une teneur en acide alginique plus élevée apparaît au bénéfice des algues de profondeur.

- Résultats concernant la viscosité de l'acide alginique:

Cette propriété très importante au point de vue des qualités marchandes de l'acide alginique a été particulièrement étudiée par Pérez (1970a) qui en a recherché les variations au cours de l'année pour des lames d'un âge déterminé et qui a montré l'influence de l'âge sur ces variations.

Il ressort de cette étude que la viscosité passe par un maximum pour des algues récoltées en décembre, décroît jusqu'à un minimum pour des algues récoltées en septembre, quel que soit l'âge des thalles considérés. Toutefois, cette viscosité est toujours plus grande pour des thalles de 2 ans que pour des thalles plus âgés (Fig. 16).

Toutes choses égales par ailleurs, cette viscosité ne diffère pas avec l'origine des thalles qui ont été prélevés dans différentes stations de La Manche.

7.32 Teneur en protéines et acides aminés

Black (1948) a donné les variations de la teneur en protéines de thalles récoltés à différents moments de l'année, dans deux types de localités (Fig. 17). Il peut être intéressant de comparer ces résultats avec ceux obtenus par Coulson (1953, 1955), chez un certain nombre d'algues brunes, notamment.

7.33 Teneur en lipides

Dès 1951, Black et Cornhill indiquent des teneurs en fucostérol allant de 0,10 à 0,14 % du poids des thalles. Patterson (1968) a mis en évidence 4 stérols dont les teneurs relatives sont les suivantes:

- fucostérol : 74 % du total des stérols
- 2-4 méthylène cholestérol: 20 % " "
- saringostérol : 4 % " "
- cholestérol : 1 % " "

7.34 Pigments

La composition pigmentaire des Phéophycées est la suivante (Fogg, 1953):

- chlorophylles a et c
- β carotène
- xanthophylles: Violaxanthine, Flavoxanthine, Néoxanthine, Fucoxanthine, Néofucoxanthine

Les teneurs en carotène et en xanthophylles ont été évaluées par Owen (1954); d'après cet auteur il y a relativement moins de caroténoïdes dans le stipe que dans la lame. Les résultats concernant les teneurs en pigments chez L. digitata (mesures faites le 3 mars 1953) figurent dans le tableau XIII.

7.35 Autres substances

- Teneur en vitamines et substances de croissance

Plusieurs vitamines ont été reconnues dans les tissus de Laminaria digitata; ce sont: l'α-tocophérol (vitamine E), à raison de 9mg/kg de matière sèche, d'après Jensen (1966); la vitamine B 12, d'après Karlström (1963); la biotine, d'après Larsen (1961); l'acide nicotinique (Larsen 1958).

De l'acide indolacétique a été mis en évidence par Mowat (1964). La présence de kinétines a été reconnue chez L. digitata par Hussain et Boney en 1969.

Tableau XIII

Teneurs en carotène, xanthophylles et chlorophylles de Laminaria digitata

	Caroténoïdes (mg % P.S.)			Rapport Xanthophylles / Carotène	Chlorophylles		Rapport Chlorophylles / Caroténoïdes
	Total	Carotène	Xantho-phylles		Longueur d'onde d'absorption max.	Teneur en mg % P.S.	
Fronde	1,6	1,0	0,6	0,60	675 mu	43,2	27,0
Stipe	0,35	0,14	0,21	1,67	675 mu	5,9	16,8

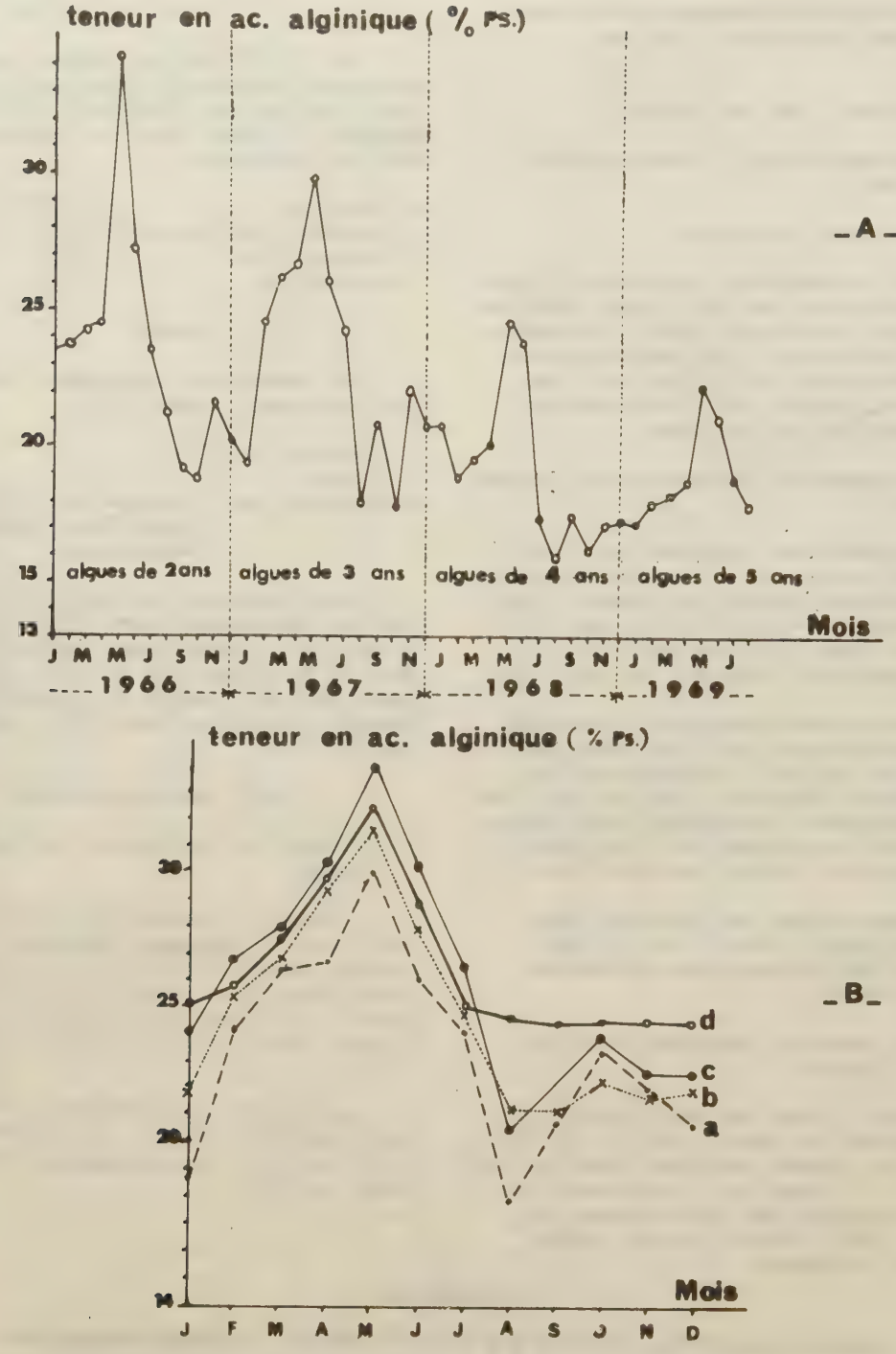


Fig. 15 A. Variations de la teneur en acide alginique de la lame en cours de la vie de Laminaria digitata, dans la zone infralittorale supérieure des côtes du Calvados (d'après Pérez, 1970a)

B. Variations au cours de l'année de la teneur en acide alginique de la lame de Laminaria digitata en quelques points de la Manche méridionale (d'après Pérez, 1970a)

a: rocher du "Quihot" (Calvados); b: Cap Lévy (Cotentin); c: Porspoder (Finistère); d: Ver-sur-Mer (Calvados) par 4 m de fond

Des substances non chimiquement identifiées à rôle antibiotique vis-à-vis de Bacillus subtilis et de quelques autres espèces bactériennes ont été mises en évidence par Chester et Stott en 1956. Parmi les enzymes, des carbohydrases ont été reconnues chez L. digitata par Duncan, Manners et Ross en 1956.

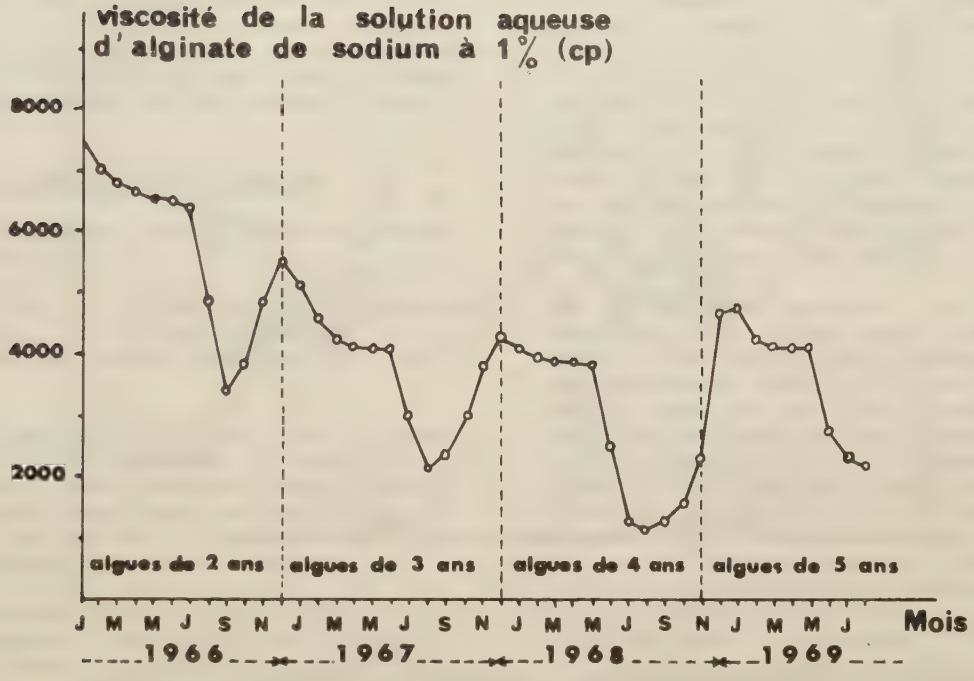


Fig. 16 Variations dans le temps de la viscosité de la solution aqueuse à 1% d'alginate de sodium extraite à partir de lames de Laminaria digitata (d'après Pérès, 1970 a)

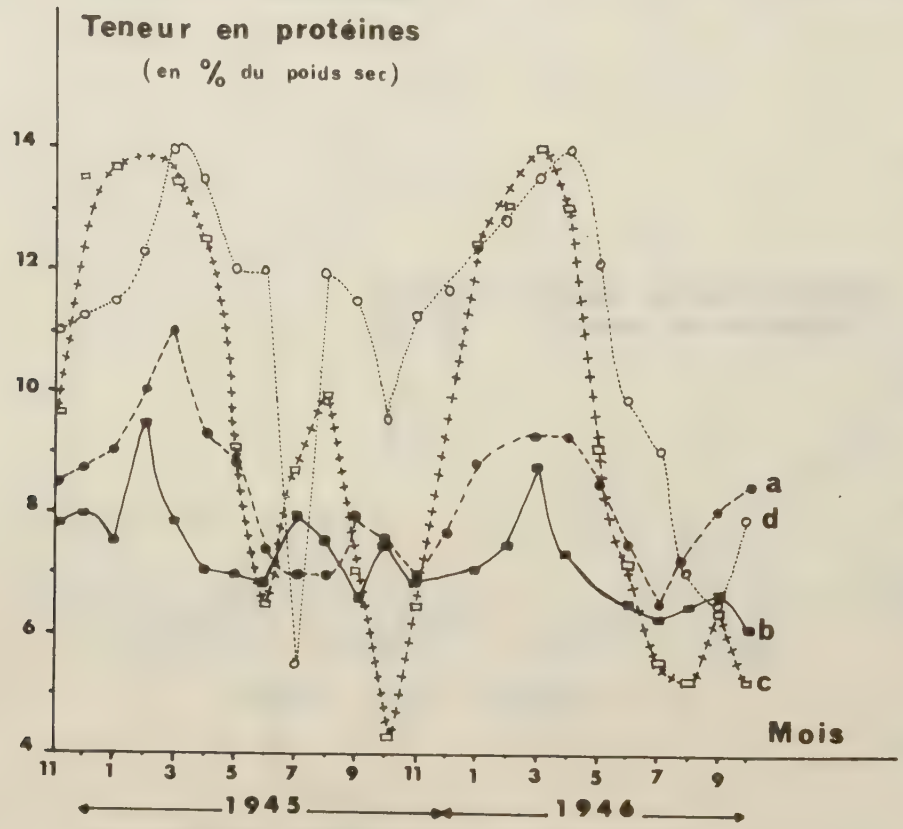


Fig. 17 Variations saisonnières de la teneur en protéines de Laminaria digitata (d'après Black, 1948)

- dans le stipe d'algues récoltées : a: sur une côte exposée
  b: sur une côte abritée
- dans la lame d'algues récoltées: c: sur une côte abritée
  d: sur une côte exposée

8 UTILISATION

On trouve dans quelques ouvrages généraux relatifs aux algues des renseignements sur leurs usages: Chapman (1970); Gayral (1966); Levring, Hoppe et Schmid (1969). Comme l'a souligné Black (1955), L. digitata est pratiquement sans intérêt dans l'alimentation humaine et dans celle des animaux. Aussi, retiendrons-nous ses deux seules utilisations comme engrais et pour l'extraction industrielle de matières premières.

8.3 Engrais

Cette utilisation est relativement peu importante et n'est effective que dans la mesure où des thalles de L. digitata sont récoltés en épaves avec d'autres espèces et entrent dans le "goëmon" employé comme engrais dans les régions proches du littoral.

8.4 Utilisations industrielles

Deux utilisations peuvent être mentionnées à titre historique:

(a) Extraction de la soude: cet usage a pratiquement cessé à la fin du 18ème siècle car il a été supplanté par des procédés chimiques plus rentables.

(b) Extraction de l'iode: elle a eu une grande importance au 19ème siècle et n'a cessé qu'au cours du 20ème siècle, lorsque l'iode a été extrait industriellement dans des conditions plus avantageuses en tant que sous-produit du traitement des nitrates des mines du Chili.

Actuellement, trois produits d'un très grand intérêt industriel sont extraits de Laminaria digitata: ce sont par ordre d'importance décroissante: l'acide alginique, le mannitol et la laminarine.

(i) L'acide alginique

Les tonnages donnés par Von Haken en 1958 (in Woodward, 1966) pour les principaux pays extracteurs d'algine, sont les suivants:

E.U.	: 4 000 t/an
Grande Bretagne	: 1 800 t/an
France	: 800 t/an
Norvège	: 450 t/an
Japon, Espagne, Canada, Chili	: 500 t/an

Cependant Okazaki (1971) indique que la production japonaise des alginates et des esters d'acide alginique a atteint, au total, 1 425 tonnes en 1970.

Les besoins de l'industrie en acide alginique semblent en voie d'accroissement en raison de la multiplicité des usages industriels de ce produit. Les plus importantes de ces utilisations se trouvent résumées dans le tableau XIV (Pérez, 1970b).

Comme on le voit, l'acide alginique intervenant essentiellement comme agent épaississant et stabilisateur, sa qualité primordiale réside dans son degré de viscosité. Cette propriété a fait, comme on l'a vu (cf. 7.31 (iii), l'objet d'une étude systématique de Pérez (1970a) qui a mis en évidence, non seulement le rôle des facteurs internes et externes, mais aussi celui des conditions dans lesquelles sont effectuées les opérations de conservation et de stockage des thalles avant leur traitement. L'étude du rôle de la température, notamment, lui a permis de montrer que dans l'un des procédés les plus utilisés (le séchage thermique), la qualité du produit peut être sensiblement modifiée par l'emploi de températures dépassant un certain seuil (cf. Fig. 18). Cet auteur a montré que les différents procédés de séchage et de stockage actuellement employés peuvent donner des produits de même viscosité, donc de même qualité, à condition que soient respectées, avec chacun d'eux, certaines normes que son étude a mises en évidence.

Le strontium radioactif, radioisotope à longue durée de vie peut être ingéré par les hommes et les animaux, par l'intermédiaire de leur nourriture végétale. Il se dépose alors dans le squelette, et si son accumulation dépasse une certaine concentration, elle engendre la formation de tumeurs ainsi que d'autres effets pathogènes. Si des alginates sont associés à une alimentation contaminée par le radioisotope, ils forment un gel insoluble (alginate de strontium) qui est excrété sans causer de dommages. En outre, l'accumulation de strontium radioactif dans le squelette peut être réduite par une alimentation comportant des alginates. Il en résulte que les alginates constituent la meilleure thérapeutique préventive et curative utilisée contre les contaminations par le strontium 90. Les alginates dérivés de Laminaria digitata se classent parmi les plus efficaces dans ce domaine (Skoryna et Tanaka, 1969).

(ii) Le mannitol

Laminaria digitata est utilisée avec d'autres algues brunes pour la production du mannitol. Cette substance a de nombreux usages industriels; elle entre en effet dans la composition de certaines spécialités pharmaceutiques, dans la fabrication de peinture, de vernis, de papiers, de plastiques, de résines. Le mannitol est utilisé en pyrotechnie.

(iii) La laminarine

Ce polysaccharide est un anticoagulant comme l'ont montré Dewar (1956), Blaine (1951). Dans certains cas, il est employé pour remplacer l'héparine. D'après Blaine (1951a), la laminarine pourrait en outre se substituer au talc.

Tableau XIV

Principales utilisations de l'acide alginique (d'après Pérez, 1970)

INDUSTRIES	ROLE DE L'ACIDE ALGINIQUE
Savonneries	Stabilisateur d'émulsions et de suspensions; agent épaississant et adoucissant dans les crèmes à raser et les savons en pâte. Epaississant dans les détergents. Améliorant des savons et des savonnettes.
Fabriques de cosmétiques	Stabilisateur d'émulsions. Adoucissant et épaississant des produits de beauté (crèmes, rouges à lèvres, fonds de teint) et des pâtes dentifrices.
Industries pharmaceutiques	Stabilisateur d'émulsions. Epaissisant et hémostatique dans les pommades. Agglomérant dans les comprimés. Gélifiant dans les pâtes à empreintes dentaires.
Industries alimentaires	Stabilisateur, empêche la formation des cristaux dans les crèmes glacées. Panificateur dans la biscuiterie. Epaissisant et stabilisateur dans les confitures, les jus de fruits, les sauces (moutarde, mayonnaise). Agent épaississant dans les potages. Agent clarifiant des vins et des bières. Agent favorisant la décantation rapide des jus de première carbonation dans la sucrerie.
Industries textiles	Agent intervenant dans la synthèse des fibres textiles. Epaississant des pâtes d'impression, épaississant et stabilisateur de teintures. Agent d'imperméabilisation. Agent plastifiant et filmogène.
Tanneries	Stabilisateur de suspensions de pigments et de produits de"nourrissage"; agent d'apprêt et de"finissage".
Fabriques de produits d'entretien	Agent épaississant des pâtes à récurer et des pâtes à chaussures dont il augmente l'adhésion; agent de suspension, de dispersion, de stabilisation dans les produits à récurer et à polir ainsi que dans les cires.
Fabriques de papiers et papiers-peints	Stabilisateur de la caséïne et des amylacés destinés au papier baryté; sert au finissage des surfaces et à l'agglomération des fibrilles. Facilite le collage, épaissit et stabilise les colles, maintient les pigments en suspension; épaissit les résines vinyliques. Colloïde protecteur et filmogène, limite la pénétration.
Fabrique de peintures	Stabilisateur d'émulsions et de suspensions.
Industries chimiques (insecticides, colles, résines, latex, caoutchouc, liège, goudron)	Agent épaississant; agent filmogène; agent de suspension, de fixation et de dispersion des matières actives. Elève la cohésion, la souplesse et la perméabilité des lièges agglomérés; améliore la texture. Agent stabilisateur d'émulsions.
Usines de traitement des eaux	Agent permettant l'accélération (par floculation) de la décantation des eaux résiduaires et de l'eau de javel.
Briquetteries	Agent rendant plus souples et moins cassants les produits obtenus.
Industries de la céramique et de lémaillage sur métaux	Intervient pour l'amélioration des surfaces et pour estomper les irrégularités.
Fonderies	Agent stabilisateur d'humidité, de plasticité, de fluidité et de perméabilité des sables naturels et synthétiques.
Fabriques de crayons, alectrodes de soudure	Agent agglomérant et lubrifiant.

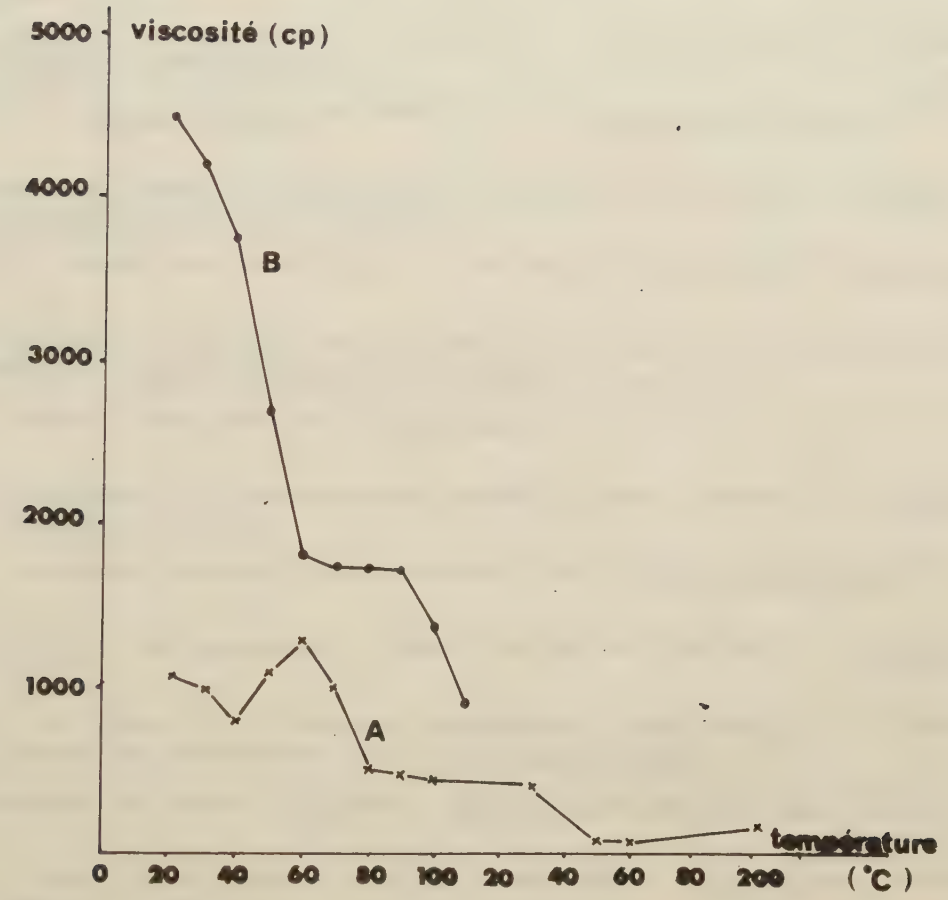


Fig. 18 Variation de la viscosité de l'alginate de sodium en fonction de la température utilisée pour le séchage des Laminaires
A: dans le cas d'un séchage sans ventilation; B: dans le cas d'un séchage avec ventilation (d'après Pérez, 1969b)

9 REFERENCES

Aberdein, C., The harvesting of seaweed. Fish.News Int., 7(2):24-8
1968

Alstadsaeter, I., Algological observations in the Hardanger Fjord. Nytt Mag.Bot., 2:101-16
1954

Andersen, G., On the detection of alginic acid in tissues by means of birefrigence. Proc.Int.Seaweed
1956 Symp., 2:119-24

Anderson, F.B. et al., The constitution of laminarin. 3. The fine structure of insoluble laminarin.
1958 J.Chem.Soc., 1958(663):3233-43

Archangeli, G., La Laminaria digitata nel Mediterraneo. Atti Soc.Toscana Sci.Nat., 7:178
1890

Ardré, F., Contribution à l'étude des Algues marines du Portugal. II. Ecologie et chorologie. Bull.Cent.
1971 Etude Rech.Sci.Biarritz, 8(3):359-574

Areschoug, J.E., Observationes phycologicae. 4. De Laminariaceis nonnullis. Nova Acta Soc.Sci.Ups.,
1883 2

Audouin, J. et R. Pérez, Cartographie des populations de Laminaires des côtes françaises de La Manche
1970 Orientale. Science et Pêche,Bull.Inst.Pêches Marit., 194:1-11

Atbury, W.T., Structure of alginic acid. Nature, Lond., 155:667-8
1945

Baardseth, E., Kvantitative Nare-undersøkelser i Lofoten og Salten saumeren 1952. Rep.Norw.Inst.
1954 Seaweed Res., (6):47 p.

_____, Anatomical investigations of some brown algae. Proc.Int.Seaweed Symp., 5:19-28
1966

Barry, V. et T. Dillon, The preparation of alginic acid and its constitution. Sci.Proc.Dublin Soc.,
1936 21:285-7

Bashford, L.A., R.S. Thomas et F.N. Woodward, Manufacture of algal chemicals. 1. Production of
1950 alginates from brown marine algae. J.Soc.chem.Ind.,Lond., 69:337-43

Biebl, R., Résistance des algues à la lumière. Colloq.Int.Cent.Nat.Rech.Sci., 81:191-203
1959

Bird, G.M. et P. Haas, On the nature of cell-wall constituents of Laminaria spp. Manuronic acid.
1931 Biochem.J., 25:403-11

Black, W.A.P., The seasonal variation in chemical constitution of some of the sublittoral seaweeds
1948 common to Scotland. 2. Laminaria digitata. J.Soc.Chem.Ind., Lond., 67:169-72

_____, The effect of the depth of immersion on the chemical constitution of some of the
1950 sublittoral seaweeds common to Scotland. J.Soc.Chem.Ind.,Lond., 69:161-5

_____, The seasonal variation in weight and chemical composition of the common British
1950a Laminariaceae. J.Mar.Biol.Assoc.U.K., 20(1):45-72

_____, The seasonal variations in the cellulose content of the common Scottish Laminariaceae
1950b and Fucaceae. J.Mar.Biol.Assoc.U.K., 29(2):379-87

_____, Constituents of the marine algae. Rep.Progr.Chem.Ind., 50:322-35
1954

_____, The seasonal variation in the combined L-fucose content of the common British
1954a Laminariaceae and Fucaceae. J.Sci.Food Agric., 5:445-8

Black, W.A.P., Seaweeds and their constituents in foods for man and animal. Chem.Ind., (51):1640-5
1955

_____, The preservation of seaweed by ensiling and bactericides. J.Sci.Food Agric., 6:14-23
1955a

Black, W.A.P. et W.J. Cornhill, A method for the estimation of fucosterol in seaweeds. J.Sci.Food
1951 Agric., 2(9):387-90

Black, W.A.P. et E.T. Dewar, The properties of the algal chemicals. 2. Some derivatives of laminarin.
1954 J.Sci.Food Agric., 5:176-83

Black, W.A.P., W.J. Cornhill et E.T. Dewar, The properties of the algal chemicals. 1. The evaluation
1952 of the common British brown marine algae as a source of alginate. J.Sci.Food Agric., 3(11):542-50

Black, W.A.P., E.T. Dewar et F.N. Woodward, Manufacture of algal chemicals. 2. Laboratory-scale
1951 isolation of mannitol from brown marine algae. J.Appl.Chem., (9):414-24

_____, Manufacture of algal chemicals. 5. Laboratory-scale isolation of D-glucose from
1953 laminarin. J.Sci.Food Agric., 4:58-64

Black, W.A.P. et al., An improved method for the estimation of combined fucose in seaweeds. J.Soc.
1950 Chem.Ind.,Lond., 69:317-20

_____, Manufacture of algal chemicals. 3. Laboratory-scale isolation of laminarin from brown
1951 marine algae. J.Appl.Chem., 1(11):505-17

Blaine, G., A comparative evaluation of absorbable haemostatics. Postgrad.Med.J., 27:613-8
1951

_____, Laminarin as a talcum powder substitute. Med.Press, 226:611-6
1951a

Booth, E., A method of drying seaweed using a steam-heated drum dryer. J.Sci.Food Agric., 7(11):
1956 705-10

Børgesen, F., The algae vegetation of the Faerðese Coasts with remarks on the phyto-geography. In
1905 Botany of the Faerðes, Copenhagen, Part 2

Bryan, G.W., The absorption of zinc and other metals by the brown seaweed Laminaria digitata. J.Mar.
1969 Biol.Assoc.U.K., 49:225-43

Burrows, E.M., An experimental assessment of some of the characters used for specific delimitation
1964 in the genus Laminaria. J.Mar.Biol.Assoc.U.K., 44:137-43

Cameron, C., G. Ross et V. Percival, Methods for the routine estimation of mannitol, alginic acid
1938 and combined fucose in seaweeds. J.Soc.Chem.Ind.,Lond., 67:161-4

Caraes, A., Le mannitol dans les phéophycées et son extraction industrielle. Proc.Int.Seaweed Symp.,
1969 6:663-9

Cardinal, A., Répertoire des Algues marines benthiques de l'Est du Canada. Can.Inf.Stn.Biol.Mar.
1969 Grande-Rivière, (48)

Chadefaud, M., Contribution à l'étude de quelques éléments morphologiques des cellules chez les
1927 algues de mer. Botaniste, 18:155-67

_____, Le cytoplasme des algues vertes et des algues brunes. Ses éléments figurés et ses
1935 inclusions. Rev.Algol., 8(1-2):6-286

Chanda, S.K. et al., The structure of alginic acid. 2. J.Chem.Soc., 2(338):1833-7
1952

Chapman, V.J., Methods of surveying Laminaria beds. J.Mar.Biol.Assoc.U.K., 26:37-60
1944

_____, The algae. London, MacMillan and Co., 480 p.
1962

_____, Seaweed and their uses. London, Methuen, 304 p.
1970

Chesters, C.G.C. et J.A. Stott, The production of antibiotic substances by seaweeds. Proc.Int.
1956 Seaweed Symp. 2:49-54

Chesters, C.G.C., M. Turner et A. Apinis, Decomposition of laminarin by microorganisms. Proc.Int.
1956 Seaweed Symp., 2:141-4

Citharel, J. et S. Villeret, Recherche sur le métabolisme azoté de quelques algues marines des côtes
1964 bretonnes. Proc.Int.Seaweed Symp., 4:291-300

Cole, K., Chromosome numbers in the Phaeophyceae. Can.J.Genet.Cytol., 9(3):519-30
1967

Collin, H. et P. Richard, Préparation et propriétés de la laminarine (Laminaroloside) de Laminaria
1930 flexicaulis. Bull.Soc.Chim.Biol., 12:88-96

Cosson, J., Etude d'une population de Laminaria digitata, Lamouroux: biométrie, croissance,
1965 régénération, etc. DES Université de Caen

_____, Etude d'une population de Laminaria digitata, Lam. (biométrie, croissance, régénération).
1967 Bull.Soc.Linn.Normandie, (Ser.10), 8:246-81

Cotton, A.D., Clare Island survey. Part 15. Marine algae. Proc.R.Ir.Acad., 31
1912

Coulson, C.B., Protein of marine algae. Chem.Ind.Lond., 997-8
1953

_____, Plant proteins. 5. Proteins and amino-acids of marine algae. J.Sci.Food Agric.,
1955 6:674-82

Crisp, D.J. et E. Fischer-Piette, Répartition des principales espèces intercotidales de la côte
1959 atlantique française. Ann.Inst.Océanogr.Monaco, 36(2):275-388

Dangard, P., Contribution à la connaissance du cycle de l'iodine chez les algues marines. Botaniste,
1928 20:69-115

_____, Sur l'obtention, aux dépens des Laminaires, d'un complexe iodé labile. C.R.Acad.Sci.
1930 Paris, 191:337-9

_____, Recherches sur les iodures, l'iodovolatilisation et les oxydases chez les algues marines.
1930a Botaniste, 22:33-73

_____, La sensibilité des Laminaires aux actions extérieures et l'iodovolatilisation. C.R.Acad.
1931 Sci.Paris, 192:500-1

_____, Sur le mécanisme de l'iodovolatilisation et le rôle des cellules iodogènes chez les
1933 Laminaires. C.R.Séances Soc.Biol.Paris, 113:1203-4

Dewar, E.T., Sodium Laminarin sulphate as a blood anticoagulant. Proc.Int.Seaweed Symp., 2:55-61
1956

De Toni, J.B., Sylloge algarum omnium hucusque cognitarum, Fucoideae. Padova, Tipografia del
1893 Seminario, Vol. 2

Dillon, T., The laminarans. Proc.Int.Seaweed Symp., 4:301-5

Donnan, G. et R. Rose, Osmotic pressure, molecular weight and vicosity of sodium alginates. Can.J. 1950 Res., 18:105-13

Drach, P., Premières recherches en scaphandre autonome sur les formations de Laminaires en zone 1949 littorale profonde. C.R.Somm.Soc.Biogéogr., 227:46-9

Drew, G.H., The reproduction and early development of Laminaria digitata and Laminaria saccharina. 1910 Ann.Bot.Lond., 93:177-90

Drummond, D., E. Hirst et E. Percival, The presence of L-guluronic acid residues in alginic acid 1958 hydrolysis. Chem.Ind.Lond., 27:1088-92

_____, The constitution of alginic acid. J.Chem.Soc., 1208-14
1962

Duncan, W.A.M., D.J. Manners et A.G. Ross, Enzyme systems in marine algae. 1. The carbohydrase 1956 activities of infractionated extracts of Cladophora rupestris, Laminaria digitata, Rhodymenia palmata and Ulva lactuca. Biochem.J., 63(1):44-51

Ernst, J., Données quantitatives au sujet de la répartition verticale des Laminaires sur les côtes 1966 nord de la Bretagne. C.R.Acad.Sci.Paris, 262(26):2715-7

Evans, L.V., Cytological studies in the Laminariales. Ann.Bot., 29(116):541-62
1965

_____, The Phaeophyceae. Part 1. In The Chromosomes of algae, edited by M.B.E. Woodward,
1966 London, E. Arnold, pp. 122-48

Fallis, A., Growth in some Laminariaceae. Publ.Puget Sound Mar.Biol.Stn., 1(18):137-55
1916

Feldman, J., Inventaire de la flore marine de Roscoff. Trav.Biol.Stn.Roscoff, Suppl. 6
1954

Fischer, F.G. et H. Dorfel, Die Polyuronsäuren der Braunalgen. Hoppe-Seyler's Z.Physiol.Chem.,
1955 302:186-203

Fischer-Piette, E., La distribution des principaux organismes intercôtidaux Nord-Ibériques en 1954-55.
1963 Ann.Inst.Océanogr., 40(3):165-311

Fleming, M., E. Hirst et D.J. Manners, The constitution of laminarin. Part 6. The fine structure of
1966 soluble laminarin. Proc.Int.Seaweed Symp., 5:255-60

Floc'h, J.Y. et M. Penot, Mise en évidence d'une répartition préférentielle de divers cations le long
1970 du thalle des Laminaires. C.R.Acad.Sci.Paris, 271:288-91

Fogg, G.E., The metabolism of algae, Methuen Co., London, 194 p.
1953

Fonseca, J. da, Algues de la Côte atlantique portugaise. Proc.Int.Seaweed Symp., 5:123-5
1966

Foslie, M., Ueber die Laminarien Norwegens. Forh.Vidensk.Kristiania, 14:112
1885

Frei, E. et R. Preston, Configuration of alginic acid in marine brown algae. Nature, Lond., 196:130-7
1962

Freundler, P., Recherches sur la variation de l'iode chez les principales Laminaires de la côte
1921 bretonne. Bull.Off.Sci.Tech.Pêches Marit., 5

_____, Sur l'iode dosable des Laminaria flexicaulis. C.R.Acad.Sci.Paris, 178:515-7
1924

Freundler, P., Sur l'évolution de l'iode chez les Laminaires. Bull.Soc.Chim.Biol., 10:1123-8
1928

Freundler, P. et al., Recherches sur les transformations et la nature de l'iode des Laminaria
1925 flexicaulis. Notes Mém.Off.Sci.Tech.Pêches Marit., 54 p.

Friedlaender, M.H.G., W.H. Cook et W.G. Martin, Molecular weight and hydrodynamic properties of
1954 laminarin. Biochim.Biophys.Acta, 14:136-44

Fritsch, F.E., The structure and the reproduction of algae. Cambridge University Press, vol. 2:939 p.
1945

Gaillard, J., Sur l'emploi de la benzidine diazotée pour la coloration microchimique des physodes.
1962 Bull.Soc.Phycol.Fr., (8)

Gardner, R.G. et T.J. Mitchell, Through-circulation drying of seaweed. 3. Laminaria digitata frond
1953 and stipe; Laminaria saccharina frond. J.Sci.Food Agric., 4:364-73

_____, A study of seaweed drying. Proc.Int.Seaweed Symp., 2:63-81
1956

Gayral, P., Les algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). Paris, Douin, 600 p.
1966

Grenager, B. et E. Baardseth, A two-stage sampling method of estimating seaweed quantities. Proc.Int.
1966 Seaweed Symp., 5:129-35

Gruzewska, Z., Contribution à l'étude de la laminarine de Laminaria flexicaulis. C.R.Acad.Sci.Paris,
1920 170:521

Guignard, L., Observations sur l'appareil mucifère des Laminariacées. Ann.Sci.Nat.Bot., 7(15):1-46
1892

Hallsson, S.V., The uses of seaweeds in Iceland. Proc.Int.Seaweed Symp., 4:398-405
1964

Hamel, G., Phéophycées de France. Paris, 431 p.
1931-1939

Harries, R., An investigation by cultural methods of some of the factors influencing the development
1932 of the gametophytes and the early stages of the sporophytes of Laminaria digitata, Laminaria saccharina and Laminaria cloustoni. Ann.Bot.Lond., 46:893-928

Hartog, C. den, The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. Amsterdam,
1959 North Holland Publ. Co.

Haug, A., Fractionation of alginic acid. Acta Chem.Scand., 13(3):601-3
1959

_____, Fractionation of alginate and some properties of alginate fractions. Colloq.Int.Cent.
1960 Rech.Sci., 103:163-72

_____, Composition and properties of alginate. Rep.Norw.Inst.Seaweed Res., (30):123 p.
1964

Haug, A. et A. Jensen, Seasonal variation in chemical composition of Laminaria digitata from different
1956 parts of the Norwegian coast. Proc.Int.Seaweed Symp., 2:10-5

Haug, A. et B. Larsen, Quantitative determination of the uronic acid composition of alginates. Acta
1962 Chem.Scand., 16:1908-18

_____, The solubility of alginate at low pH. Acta Chem.Scand., 17:1653-5
1963

Haug, A. et B. Larsen, Study on the composition and properties of alginates. Proc.Int.Seaweed Symp., 1964 4:331-7

_____, A study on the constitution of alginic acid by partial acid hydrolysis. Proc.Int. 1966 Seaweed Symp., 5:271-7

Haug, A. et O. Smidsrød, Determination of the intrinsic viscosity of alginates. Acta Chem.Scand., 1962 16(7):1569-73

_____, Strontium-calcium selectivity of alginates. Nature, Lond., 215-757 1967

Haug, A., B. Larsen et E. Baardseth, Comparison of the constitution of alginates from different 1969 sources. Proc.Int.Seaweed Symp., 6:443-51

Haug, A., B. Larsen et O. Smidsrød, The degradation of alginates at different pH values. Acta Chem. 1963 Scand., 17(5):1466-8

Haug, A. et al., Correlation between chemical structure and physical properties of alginates. Acta 1967 Chem.Scand., 21:768-78

Hellebust, J.A. et A. Haug, Alginic acid synthesis in Laminaria digitata (L.) Lamour. Proc.Int. 1969 Seaweed Symp., 6:463-71

_____, Phytosynthesis, translocation and alginic acid synthesis in Laminaria digitata and 1972 Laminaria hyperborea. Can.J.Bot., 50:169-76

_____, In situ studies on alginic acid synthesis and other aspects of the metabolism of 1972a Laminaria digitata. Can.J.Bot., 50(1):177-84

Hirst, L., E. Percival and J. Wold, Structural studies of alginic acid. Chem.Ind., 9:257 1963

_____, Partial hydrolysis of alginic acid. J.Chem.Soc., 3:1193-6 1964

Hirst, E. et O. Rees, On the 1-4 linkage in alginic acid. J.Chem.Soc., 5:1182-4 1965

Hoffman, C. et G. Andersen, Polarisationsoptische Untersuchungen an Laminaria und Fucus. Kieler 1955 Meeresforsch., 11(2):149-59

Hussain, A. et A.D. Boney, Isolation of kinin-like substances from Laminaria digitata. Nature, Lond., 1969 223:504-5

Isaac, W.E., A preliminary study of the water loss of Laminaria digitata during intertidal exposure. 1935 Ann.Bot.Lond., 49(193):109-17

Jensen, A., Component sugar of some common brown algae. Rep.Norw.Inst.Seaweed Res., (9):1-8 1956

_____, Preliminary investigation of the carbohydrates of Laminaria digitata and Fucus serratus. 1956a Rep.Norw.Inst.Seaweed Res., (10):1-11

_____, Carotenoids of Norwegian brown seaweeds and of seaweed meals. Rep.Norw.Inst.Seaweed 1966 Res., 31:139 p.

_____, Tocopherol determination in seaweeds. Proc.Int.Seaweed Symp., 5:281-6 1966a

Jensen, A. et A. Haug, Fargereaksjon til adskillelse av Stortare (Laminaria cloustoni) og Fingertare 1952 (Laminaria digitata). Tidsskr.Kjemi Bergv., (8):138-9

_____, Geographical and seasonal variations in the chemical composition of Laminaria hyperborea 1956 and Laminaria digitata from the Norwegian coast. Rep.Norw.Inst.Seaweed Res., (14):8 p.

Jensen, A. et I. Sunde, On the quantitative determination of alginic acid. Proc.Int.Seaweed Symp., 1956 2:125-30

Johnston, C.S. et J.M. Davies, Aspects of the intermediary metabolism of members of the Fucales and 1969 Laminariales. Proc.Int.Seaweed Symp., 6:501-6

Kain, J.M., The biology of Laminaria hyperborea. 5. Comparison with early stages of competitors. 1969 J.Mar.Biol.Assoc.U.K., 49(2):456-73

_____, Synopsis of biological data on Laminaria hyperborea. FAO FIRM/S87 1971

Kajina, Y., Study in preparation and purification of alginic acid by electrodialysis. Bull.Jap.Soc. 1956 Sci.Fish., 21(12):1253-6

Kanwischer, J., Freezing and drying in intertidal algae. Biol.Bull.Mar.Biol.Lab.,Woods Hole, (113): 1957 275-85

Karlström, O., The vitamin B 12 content of marine algae. Rep.Norw.Inst.Seaweed Res., (29):10 p. 1963

Kirejeva, M.S. et T.F. Schapova, Rates of growth age and spore bearing of Laminaria saccharina and 1938 Laminaria digitata in Kola Fjord. Tr.Vses.Nauchno-Issled.Inst.Morsk.Rybn.Khoz.Okeanogr., 8:29-58

Kylin, H., Über den Generationswechsel bei Laminaria digitata. Svensk Bot.Tidskr., 10:551-61 1915

_____, Über die jodidspaltende Fähigkeit von Laminaria digitata, Hoppe-Seyler's Z.Physiol. 1931 Chem., 203:58-65

Larsen, B., The influence of season, habitat and age of tissue on the niacin content of some brown 1958 algae. Rep.Norw.Inst.Seaweed Res., (19):13 p.

_____, The bioten content of marine algae. Rep.Norw.Inst.Seaweed Res., (26):18 p. 1961

Larsen, B. et A. Jensen, The determination of nitrate and nitrite in algal material, and the seasonal 1957 variation in the nitrate content of some Norwegian seaweeds. Rep.Norw.Inst.Seaweed Res., (15):22 p.

Larsen, B. et A. Haug, Separation of uronic acids on anion exchange columns. Acta Chem.Scand., 1961 15:1357-67

Le Jolis, A., Examen des espèces confondues sous le nom de Laminaria digitata, Auct., suivi de 1855 quelques observations sur le genre Laminaria. Mém.Soc.Natl.Sci.Nat.Math.Cherbourg, 3:241-312

_____, Liste des algues marines de Cherbourg. Mém.Soc.Natl.Sci.Nat.Math.Cherbourg, 10 1864

Levring, T., H.A. Hoppe et O.J. Schmid, Marine algae - a survey of research and utilization. Bot.Mar. 1969 Handb., 1:421 p.

Lewin, R.A. (ed.), Physiology and biochemistry of algae. New York, Academic Press, 929 p. 1962

Lewis, J.R., The ecology of Rocky Shores. University Press, London, 323 p. 1964

Linné, C. von, Species plantarum, 3rd edition 1764

Lund, S., The marine algae of east Greenland. 1. Taxonomical part. Medd.Groenland, 156(1):247 p. 1959

_____, The marine algae of east Greenland. 2. Geographic distribution. Medd.Groenland, 1959a 156(2):70 p.

Lunde, G. et K. Closs, Über die Bindungsart der Jobs bei Laminaria digitata. Biochem.Z., 219:198-217
1930

Lüning, K., Tauchuntersuchungen zur Vertikalverteilung der sublittoralen Helgoländer Algenvegetation.
1970 Helgoländer Wiss.Meeresunters., 21:271-9

MacCready, H., I. Swenson et W. Maclay, Viscosity of sodium alginate. Ind.Eng.Chem., 18(5):290-1
1958

MacFarlane, C., A survey of certain seaweeds of commercial importance in southwest Nova Scotia.
1952 Can.J.Bot., 30:78-97

MacKenzie, W.Y., Preliminary investigations of the possibilities of harvesting underwater seaweed.
1947 Tech.Rep.Scott.Seaweed Res.Assoc., (E/1)

_____, Seaweed harvesting methods. Engineer, London., 184:337-373, 387-9
1947a

Magne, F., Méiose et nombre chromosomique chez les Laminariaceae. C.R.Acad.Sci.Paris, 236:515-7
1953

Mangenot, G., Sur la localisation des iodures dans les cellules des algues. Bull.Soc.Bot.Fr.,
1928 75:519-40

Mann, K.H., Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada.
1972 I. Zonation and biomass of seaweeds. Mar.Biol., 12(1):1-10

_____, Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay of the Atlantic coast of
1972a Canada. II. Productivity of the seaweeds. Mar.Biol., 14(3):199-209

Massoni, R., L'acide alginique des Laminaires des côtes bretonnes. (Alginic acid of Laminaria of
1960 Brittany coast). Colloq.Int.Cent.Natl.Rech.Sci., 103:241-5

Meeuse, B.J.D., Storage products. In Physiology and biochemistry of algae, edited by R.A. Lewin.
1962 New York, Academic Press, pp. 289-313

Mowat, J.A., Auxins and gibberellins in marine algae. Proc.Int.Seaweed Symp., 4:352-9
1964

Myklestad, S., Ion-exchange properties of sulphated polysaccharides in brown algae. Proc.Int.
1969 Seaweed Symp., 6:545-52

Naylor, M., Cytological observations on three British species of Laminaria: a preliminary report.
1956 Proc.Int.Seaweed Symp., 2:192-3

Naylor, G.L. et B. Russel-Wells, On the presence of cellulose and its distribution in the cell walls
1934 of brown and red algae. Ann.Bot.Lond., 48:635-41

Okazaki, A., Seaweeds and their uses in Japan. Tokai Univ.Press, 165 p.
1971

Owen, E.C., The carotene, carotenoid and chlorophyll contents of some Scottish seaweeds. J.Sci.Food
1954 Agric., 9:449-53

Patterson, G.W., Sterols of Laminaria (L. faroensis and L. digitata). Comp.Biochem.Physiol., 24:501-5
1968

Percival, E.G.V. et A.G. Ross, A colorimetric method for the estimation of alginic acid in seaweed
1948 specimens. Can.J.Res., 67:421-3

_____, Marine algal cellulose. J.Chem.Soc., 641:3041-3
1949

_____, The constitution of lamarin. 2. The soluble laminarin of Laminaria digitata. J.Chem.
1951 Soc., 720-6

Percival, E.G.V. and R.H. MacDowell, Chemistry and enzymology of marine algal polysaccharides. London, 1967 Academic Press, 219 p.

Pérez, R., 1967 Teneur en acide alginique d'une population de Laminaria digitata L. Rev.Trav.Inst.Pêches Marit., 31(2):117-22

_____, 1967a Phénomène de régéneration chez Laminaria digitata, Lamouroux, et son application possible à l'exploitation des Laminaires. Rev.Trav.Inst.Pêches Marit., 31(4):367-72

_____, 1968 La conservation et le stockage des Laminaires. Sci.Pêche Bull.Inf.Inst.Sci.Tech.Pêches Marit., 171:1-8

_____, 1968a Les nouvelles méthodes de récolte et de repeuplement des champs de Laminaires. Sci. Pêche Bull.Inf.Inst.Sci.Tech.Pêches Marit., 175

_____, 1969 Etude biométrique d'une population de L. digitata, Lamouroux de l'étage infralittoral profond. Rev.Trav.Inst.Pêches Marit., 33:117-35

_____, 1969a Le repeuplement des champs de L. digitata (L.) Lamouroux. Influence comparée de la coupe et de l'arrachage. Sci.Pêche Bull.Inf.Inst.Sci.Tech.Pêches Marit., 181:1-10

_____, 1969b Influence du mode de conservation des Laminaires sur les qualités de l'acide alginique. Sci.Pêche Bull.Inf.Inst.Sci.Tech.Pêches Marit., 187:1-11

_____, 1969c Croissance de L. digitata (L.) Lamouroux étudiée sur trois années consécutives. Proc. Int.Seaweed Symp., 6:329-44

_____, 1970 Longévité du sporophyte de Laminaria digitata (L.) Lamour. Rev.Trav.Inst.Pêches Marit., 34(3):363-74

_____, 1970a Teneur en acide alginique et degré de polymérisation de ce produit au cours de la vie de Laminaria digitata (L.) Lamour. Rev.Trav.Inst.Pêches Marit., 34(3):351-61

_____, 1970b Ecologie, croissance et régénération, teneurs en acide alginique de Laminaria digitata sur les côtes françaises de La Manche. Thèse, Université de Caen

_____, 1971 Ecologie, croissance et régénération, teneurs en acide alginique de Laminaria digitata sur les côtes françaises de La Manche. Rev.Trav.Inst.Pêches Marit., 35(3):287-346

_____, 1971a Influence de quelques facteurs physiques sur le développement de Laminaria digitata (L.) Lamour. Bull.Soc.Phycol.France, (16):89-105

Primo, C., 1956 Variations in the chemical composition of Spanish brown seaweeds. Proc.Int.Seaweed Symp., 2:44

Quillet, M., 1954 Sur le métabolisme glucidique des algues brunes. Présence de fructose chez Laminaria flexicaulis en survie dans l'eau de mer chloroformée. C.R.Acad.Sci.Paris, 238:926-28

_____, 1960 Sur la composition chimique de la fucoïdine des algues brunes. 1. Les oses non esterifiés. Colloq.Int.Cent.Natl.Rech.Sci., 103:145-58

Ribier, J., 1969 Le système mucifère des Laminaires bretonnes: origine, constitution. C.R.Acad.Paris, 269:1386-8

_____, 1969a Différenciation des tissus chez Laminaria saccharina, L. digitata, L. hyperborea. C.R.Acad.Sci.Paris, 269:2335-7

_____, 1970 Le bourgeonnement au niveau des cellules corticales internes et médullaires de Laminaria saccharina, L. digitata, L. hyperborea. C.R.Acad.Sci.Paris, 270:306-9

Ricard, P., 1930 Les constituants glucidiques des algues brunes. Thèse, Paris

_____, 1931 Les constituants glucidiques des Laminaires: nature, variations saisonnières. Bull. Soc.Chim.Biol., 13:417-35

Rinck, E. et J. Brouardel, Gradients de répartition de l'iode, du potassium, et de l'eau chez
1949 Laminaria flexicaulis. C.R.Acad.Sci.Paris, 229:1167-8

Roche, J. et S. André, Etude radio-autographique de la fixation de l'iode (I 131) par les algues
1963 marines. C.R.Séances Soc.Biol.Fr., 156(12):1968-71

Roche, J. et Y. Yagi, Sur la fixation de l'iode radioactif par les algues et sur les constituants
1952 iodés des Laminaires. C.R.Séances Soc.Biol.Fr., 146:642-5

Roche, J., N.V. Thoai et M. Lafon, Sur le mécanisme enzymatique de la formation d'iode au dépens
1949 des iodures par les Laminaires. C.R.Séances Soc.Biol.Fr., 143:1327-9

Sauvageau, C., Recherches sur les Laminaires des côtes de France. Mém.Acad.Sci.Paris, 56(1):1-240
1915

_____, Sur les "glandes à mucilage" de certaines Laminaires. C.R.Acad.Sci.Paris, 162:921-4
1916

Schreiber, E., Untersuchungen über Parthenogenesis, Geschlechtsbestimmung und Bastardierungsvermögen
1930 bei Laminarien. Planta, 12:331-53

Schulzen, H., Method for the estimation of alginates in admixture with other colloids. Text.Prax.,
1964 19(1):67-70

Schweiger, R., Complexes of alginic acid with metallis ions. Kolloidzeitschrift, 196:47-53
1964

Seoane-Camba, J., Las Laminarias de España y su distribución. Pub.Téc.Junta Est.Pesca, (5):425-36
1966

_____, Las Laminarias de España, su distribución y el problema de Laminaria digitata, Lamour.
1968 In Quinta reunión sobre la Producción Marina y Exploración Pesquera, México, Instituto de Investigaciones Pesqueras

Shaw, T.I., L'iode et les grandes algues brunes marines. Colloq.Int.Cent.Natl.Rech.Sci., 81:219-30
1959

_____, The mechanism of iodide accumulation by the brown seaweed Laminaria digitata. 1. The
1959a uptake of I 131. Proc.R.Soc., 150B:356-71

_____, The mechanism of iodide accumulation by the brown seaweed Laminaria digitata. 2. Res-
1960 piration and iodide uptake. Proc.R.Soc., 152B:109-17

Skoryna, S.C. et Y. Tanaka, Biological activity of fractionation products of brown marine algae.
1969 Proc.Int.Seaweed Symp., 6:737-46

South, G.R., Checklist of marine algae from Newfoundland, Labrador and the French islands of St. Pierre
1971 et Miquelon. M.S. + R.L.Tech.Rep., (2):20 p.

Stanford, E., On algin: a new substance obtained from some of the common species of marine algae.
1883 Chem.News, 47:254-7, 267-8

Steward, W. et H. Lucas, Oxydation of alginic acid by periodic acid. J.Am.Chem.Soc., 64:1792-6
1940

Sundene, O., The algal vegetation of Oslofjord. Skr.Nor.Vidensk.,(Mat.-Nat.), (2):
1953

_____, Infertility between forms of Laminaria digitata. Nytt Mag.Bot., 6:121-8
1958

_____, Growth in the sea of Laminaria digitata sporophytes from culture. Nytt Mag.Bot., 9:5-24
1962

_____, The ecology of Laminaria digitata in Norway in view of transplant experiments. Nytt
1964 Mag.Bot., 2:83-107

Svendsen, P., 1959 The algal vegetation of Spitsbergen. A survey of the marine flora of the outer part of Isfjorden. Skr.Nor.Polarinst., 116:1-47

Taylor, W.R., 1957 Marine algae of the north-eastern coast of north America. Univ.Mich.Stud., (13):509 p.

Tikovskaia, Z.P., 1940 Seasonal variations in the reproduction and photosynthesis of Laminaria saccharina in the Dalna-Zelenetz Bay of Barents Sea. Dokl.Akad.Nauk S.S.R., 24(2):120-4

Tokida, J., 1960 Marine algae epiphytic on Laminariales plants. Bull.Fac.Fish.Hokkaido Univ., 11(3):73-105

Triffitt, J., 1968 Blinding of calcium and strontium by alginates. Nature, Lond., 217(3):457-8

Villegas, J., 1966 El algino de sodium. Su preparación a partir de algas españolas. Bol.Inst.Esp. Oceanogr., (123):13 p.

Vincent, D., 1956 The preparation of sodium alginate from rockweeds. Can.J.Tech., 34:220-6

Vincent, D., D. Goring et Y. Gordon, 1955 Alginic acid. J.Appl.Chem.,Lond., 5:374

_____, 1955a A comparison of the properties of various preparation of sodium alginate. J.Appl.Chem., Lond., 5:374-8

Vinogradov, A.P., 1953 The elementary chemical composition of marine organisms. Mem.Sears Found.Mar.Res., (2):648 p.

Walker, F.T., 1950 Sublittoral seaweed survey of the Orkney Islands. J.Ecol., 38(1):139-65

_____, 1954 Chromosome number of Laminaria digitata, Lamour. Ann.Bot.Lond., 18(69):113-8

_____, 1956 Periodicity of the Laminariaceae around Scotland. Nature, Lond., 177(4522):1246-7

_____, 1957 An ecological study of Laminariaceae of Ailsa Craig, Holy Island, Inchmarnock, May Island and Seaforth Island. Trans.Bot.Soc.Edinb., 37(3):182-99

Walker, F.T. et W.D. Richardson, 1955 An ecological investigation of Laminaria cloustoni Edm. (L. hyperborea Fosl.) around Scotland. J.Ecol., 43:26-38

_____, 1956 The Laminariaceae off North Shapinsay, Orkney Islands: changes from 1947 to 1955. J.Mar.Res., 15:123-33

_____, 1957 Perennial changes of Laminaria cloustoni Edm. on the coasts of Scotland. J.Cons.Perm.Int. Explor.Mer., 22(3):298-308

Wilce, R.T., 1959 The marine algae of the Labrador Peninsula and north-west Newfoundland (ecology and distribution). Bull.Natl.Mus.Can., (158):105 p.

Wille, N., 1897 Beiträge zur physiologischen Anatomie der Laminariaceen. Christiana, Centraltrykkeriet

Woodward, F.N., 1966 The seaweed industry in the future. Proc.Int.Seaweed Symp., 5:55-69

EXPOSÉS SYNOPTIQUES DE DONNÉES BIOLOGIQUES INTÉRESSANT LA PÊCHE

Ce document fait partie d'une série d'études synoptiques de données biologiques portant sur les espèces d'organismes aquatiques d'importance économique. L'objectif premier de cette série est de faciliter aux biologistes des pêches l'accès à l'information existante en la présentant selon un plan standardisé et, ce faisant, d'attirer l'attention sur les lacunes existant dans nos connaissances. Nous espérons que les études de cette série seront utiles, non seulement à ceux qui entament des recherches sur les espèces considérées ou sur des espèces voisines, mais également, en favorisant l'échange de connaissances et en fournissant une documentation de base pour l'étude comparative des ressources halieutiques, à ceux qui travaillent déjà sur ces espèces. Ces études synoptiques sont remises à jour de temps en temps lorsque de nouvelles connaissances permettent la révision soit du document dans son ensemble, soit de certains chapitres.

Les séries de documents correspondants sont publiées sous les références suivantes:

FAO	Synopsis sur les pêches N° qui a remplacé depuis le 1er janvier 1963	FIR/S
	Biology Synopsis No.	FB/S
CSIRO	Fisheries Synopsis No.	DFO/S
USFWS/FAO	Fisheries synopsis No.	NMF/S

Les informations présentées dans les synopsis publiés dans ces séries sont compilées suivant le schéma standardisé décrit dans le document FIb/SI Rev. 1(1965)

La FAO, le CSIRO et l'USFWS cherchent à s'assurer la collaboration d'autres organisations et de chercheurs pour la préparation de synopsis portant sur des espèces qui leur sont familières et acceptent avec plaisir toute offre de participation à cette tâche. Des additions et des corrections aux synopsis déjà publiés sont également les bienvenues. Tout commentaire y compris des suggestions relatives à l'expansion du plan standardisé, ainsi que les demandes de renseignements doivent être adressés aux coordonnateurs et aux éditeurs des organisations qui publient ces ouvrages, à savoir:

USFWS:

Chief, Scientific Publications Unit
National Marine Fisheries Service
Bldg. 67, Naval Support Activity
Seattle, Washington 98115, USA

FAO:

Fishery Resources Division
Marine Biology and Environment Branch
Food and Agriculture Organization
of the United Nations
Via delle Terme di Caracalla
00100 Rome, Italy

CSIRO:

Scientific Editor
CSIRO Division of Fisheries
and Oceanography
Box 21
Cronulla, N.S.W.
2230 Australia

La liste des espèces ou groupes couverts par les synopsis déjà publiés ou en cours de préparation est publiée de temps en temps. Les demandes d'exemplaires doivent être adressées à l'organisation qui a publié le synopsis correspondant.

Depuis janvier 1971 les exposés synoptiques suivants ont été publiés dans cette série:

FIRM/S84	Synopsis of biological data on haddock *Melanogrammus aeglefinus* (Linnaeus, 1758)	Décembre 1971
FRm/S87	Synopsis of biological data on *Laminaria hyperborea*	Décembre 1971
FIRM/S85	Synopsis of biological data on the green turtle *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758)	Décembre 1971
FIRM/S88	Exposé synoptique des données biologiques sur la moule *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819)	Janvier 1973
FIRM/S89	Exposé synoptique des données biologiques sur la laminaire digitée *Laminaria digitata*	Mai 1973

MI/D8982/F/6.73/1/1000